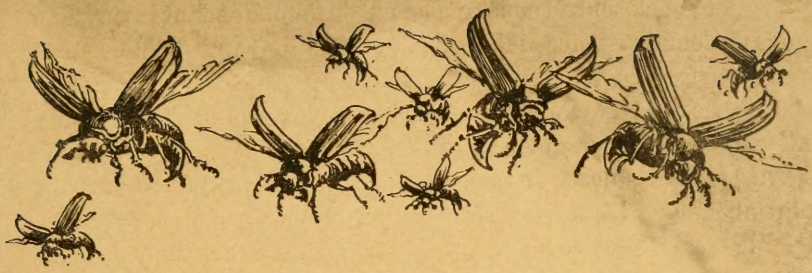
Bulletin Scientifique de la ... et de la Belgique v 24 1892
N 585 Acc # 21250



L'*ISARIA DENSA* (LINK) FRIES,

CHAMPIGNON PARASITE DU HANNETON COMMUN, (*MELOLONTHA VULGARIS* L.),

PAR

ALFRED GIARD.

.... Et je vous rendrai les années de récoltes dévorées par les criquets, les vers blancs, *les chenilles, la nielle, toute la grande armée des parasites envoyée contre vous....*

Proph., JOEL, II, 25.

SOMMAIRE : I. Introduction : La lutte contre le Hanneton. — II. Historique de la découverte en France du Champignon du Hanneton. — III. Description du Cryptogame. — IV. Parasites de l'*Isaria densa*.— V. Position systématique du Champignon. — VI. Autres Champignons parasites du Hanneton. — VII. Cultures artificielles. — VIII. Expériences d'infestation artificielle. — IX. Mode d'emploi de l'*Isaria densa* dans la grande culture. — X. Épidémies naturelles ou artificielles causées par l'*Isaria* dans les champs et cultures. — XI. Réponses à quelques objections. — XII. Index bibliographique.

I. INTRODUCTION. — LA LUTTE CONTRE LE HANNETON.

L'histoire biologique du hanneton (*Melolontha vulgaris*, LINNÉ) est aujourd'hui suffisamment connue. Les ouvrages classiques de RATZEBURG, MULSANT, J. REISET, MAURICE GIRARD, TASCHENBERG, nous fournissent sur l'évolution de cet insecte des renseignements précieux. On peut les résumer en quelques mots : les larves appelées dans les diverses régions de la France *vers blancs, turcs,*

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

mans, etc., éclosent au commencement de l'été. Pendant les premiers mois de leur existence, elles vivent en famille à une faible distance de la surface du sol et se nourrissent surtout de détritus végétaux. A l'approche de l'hiver, elles s'enterrent plus profondément pour se mettre à l'abri de la gelée.

Au printemps de la deuxième année, le besoin d'une nourriture plus abondante les force à se disperser et elles commencent à attaquer les racines des végétaux qu'elles coupent fréquemment au collet.

Après un nouvel hiver passé comme le précédent à une certaine profondeur, elles recommencent leurs ravages détruisant maintenant non seulement les racines des plantes herbacées, mais aussi celles des arbres et des arbrisseaux.

Vers le mois de juin de la troisième année, les larves ont acquis leur maximum de croissance : elles se transforment en nymphes à la fin de l'été ou au début de l'automne, puis en insecte parfait, à la fin de l'automne (souvent dès octobre, rarement au printemps suivant). L'insecte parfait reste en terre jusqu'au mois de mai de la quatrième année, où il opère ses dégâts, sous cette nouvelle forme, sur le feuillage des végétaux.

Le cycle évolutif du hanneton est ainsi de trois années, mais il peut y avoir des variations dans la durée de ce cycle et aussi dans la durée des diverses phases de la vie de l'insecte selon les latitudes et même dans une localité donnée selon les conditions météorologiques (1).

Olivier a insisté avec raison dans l'*Encyclopédie méthodique* (V. p. 3) sur ces irrégularités qui déroutent toute prévision.

« Il arrive souvent, dit-il, que ces insectes sont très communs pendant plusieurs années de suite ou qu'ils le sont beaucoup moins pendant plusieurs autres, sans qu'il y ait pour cela aucun ordre constant. Une ponte très abondante peut être suivie de peu de hannetons la quatrième année, si les causes propres au développement et à l'accroissement des larves se trouvent défavorables. Une ponte moins abondante peut être suivie d'une quantité considérable de hannetons la quatrième année, si ces causes sont au contraire très favorables, si les œufs éclosent bien, si les larves ne périssent pas.

(1) J'ai trouvé naguère un hanneton adulte le 15 août, sur un épi de blé, à Famars, près Valenciennes. Mais des faits de cet ordre sont de simples curiosités sans importance pratique.

Chaque hanneton femelle pondant près d'une centaine d'œufs (1), on sent qu'un moindre nombre de ces insectes peut néanmoins laisser une postérité nombreuse ».

Quant aux pertes causées annuellement à l'agriculture par le hanneton et sa larve, il est difficile d'en apprécier exactement l'importance.

Entre l'évaluation de Payen (un milliard pour certaines années) et celle de M. Grandeau (300 millions) on peut prendre une moyenne et dire, avec le professeur A. Laboulbène, que le tribut annuel est rigoureusement de plusieurs centaines de millions (2).

L'énormité de cette somme ne peut étonner si l'on se reporte aux faits bien constatés de multiplication en nombre immense signalé par les auteurs chez *Melolontha vulgaris*.

Nous rappellerons quelques-uns de ces exemples maintes fois cités en ayant soin d'indiquer, ce qu'on néglige trop généralement de faire, les sources où nous puisons nos renseignements (3).

En 1594, un essaim de hannetons s'abattit sur les arbres qui bordent le Severne en Angleterre et il tomba dans l'eau une telle quantité de ces insectes que les moulins furent arrêtés le long de la rivière (4).

En 1688, dans le canton de Galway en Irlande, les hannetons formèrent un nuage si épais que le ciel en était obscurci l'espace d'une lieue et que les habitants de la campagne avaient peine à se frayer un chemin dans les endroits où ils s'abattaient. Th. Molineux, qui raconte dans les *Transactions philosophiques* (1697) les ravages causés en Irlande et en Angleterre par ces armées de hannetons, ajoute que le pauvre peuple en a mangé en Irlande, dans les temps de disette occasionnée par les insectes eux-mêmes. Cette circons-

(1) Le nombre d'œufs indiqué par Olivier est certainement exagéré ; on peut admettre qu'une femelle de hanneton pond 25 à 30 œufs, ce qui est déjà bien suffisant.

(2) Nous engageons ceux de nos lecteurs qui désireraient des détails plus complets sur cette question, à lire l'intéressante et très instructive *Note sur les ravages causés par le hanneton vulgaire*, présentée par M. A. Laboulbène à la Société nationale d'agriculture de France, dans la séance du 6 avril 1892.

(3) D'excellentes indications historiques sur ce sujet sont données dans un livre fort intéressant de Snellen van Vollenhoven : *De Insecten*, Amsterdam, 1876, p. 291.

(4) Th. Mouffet. *Insectorum sive minimorum animalium theatrum, etc.*, Londres, 1634.

tance lui paraît expliquer un article de la Loi de Moïse (*Lev.* II, 22), qui permet aux Israélites de manger de différentes sortes de scarabées et de sauterelles.

En 1804, un vent violent précipite dans le lac de Zürich une si grande quantité de hannetons que leurs cadavres amoncelés formaient des bancs épais à odeur nauséabonde.

En 1808, les hannetons étaient si communs dans la Gueldre (Hollande) qu'au mois de juin, les arbres étaient aussi nus qu'en décembre. Le gouvernement ayant promis une prime pour leur destruction, 100 millions de ces insectes environ furent tués, dont 50 millions dans le seul bailliage de Steenderen; l'année suivante on en détruisit 250 millions et le massacre eût été plus considérable encore si les fonds consacrés à la prime ne s'étaient trouvés épuisés.

En 1832, le 18 mai, à 9 h. du soir, une légion de hannetons assaillit la diligence de Gournay à Gisors, en sortant du village de Talmontiers (Oise), avec une telle violence que les chevaux effrayés obligèrent le conducteur à rétrograder jusqu'au village pour y attendre la fin de cette grêle vivante.

En 1841, dit Mulsant, une nuée de ces insectes, après avoir dévoré les jeunes feuilles des arbres de la rive gauche de la Saône, poussés par la famine, franchirent la rivière et vinrent s'abattre sur Mâcon. Les rues en étaient jonchées et à certaines heures, en passant sur le pont, il fallait faire le moulinet autour de soi pour n'être pas couvert.

A diverses reprises on a signalé sur les côtes de la Manche, des milliards de cadavres de hannetons formant au moment du flux une couche épaisse à la limite de la mer (1). J'ai observé plusieurs fois moi-même, entre Wimereux et Ambleteuse, ces cadavres flottants formant une bande d'un mètre de large et même plus, sur une étendue de plusieurs kilomètres. Il m'est impossible de décider, s'ils provenaient d'essaims de *Melolontha* qui se seraient précipités du haut des falaises, ou si ces insectes étaient tombés des arbustes bordant les petits fleuves du Wimereux, de la Slack, etc.; je dois dire cependant que la première hypothèse me paraît la plus vraisemblable.

Tous ces faits sont d'autant plus remarquables que le hanneton

(1) Voir notamment les observations de Poortmann et Leprieur dans *Bulletin de la Soc. entomol. de France*, 25 juin 1862, p. xxviii.

étant un insecte assez sédentaire, ces énormes masses de coléoptères ont dû se développer dans les endroits mêmes où on les observait et ne peuvent être attribués comme les vols de criquets ou autres insectes migrateurs au rassemblement d'individus nés parfois à une assez grande distance les uns des autres.

Quelles armes avons-nous pour lutter contre un pareil fléau ?

En raison même des mœurs du hanneton à l'état de larve et à l'état d'insecte parfait, il y a peu à compter sur les agents naturels (froids, pluies, etc.) pour restreindre le nombre des envahisseurs. Un certain nombre d'animaux carnassiers font leur proie du hanneton, soit à l'état de larve, soit à l'état parfait. On a cité bien souvent les grands carabiques parmi les insectes ; quelques reptiles et amphibiens ; les taupes, musaraignes, fouines, renards, sangliers, blaireaux, etc., parmi les mammifères ; les corbeaux, pies grièches, sansonnets, etc., parmi les oiseaux. Je crois, avec Olivier, qu'il faut mentionner d'une façon spéciale l'Engoulevent (*Caprimulgus europæus*, L.) qui arrive chez nous au mois d'avril peu de temps avant l'éclosion des hannetons et fait une large consommation de *Melolontha*.

Un de ces oiseaux, tué aux environs de Valenciennes en 1883, renfermait quatorze hannetons entiers dans son tube digestif.

Le hanneton est une de ces espèces qui malgré la multitude d'individus qui la représentent et malgré la diversité des milieux dans lesquels elles vivent ne possèdent qu'un nombre relativement assez restreint de parasites (1). Il est toutefois ridiculement exagéré de prétendre qu'on ne lui en connaît pas, ainsi que cela a été dit devant une de nos grandes Sociétés d'agriculture.

Audouin, des Cars, Grube, etc. ont signalé depuis longtemps chez les vers blancs la présence de Nématodes du genre *Mermis*. Guérin-Meneville, a également constaté l'existence de ces vers en certaines localités où les larves infestées se trouvaient dans la proportion de dix à douze pour cent (2).

(1) Des faits analogues s'observent dans les divers groupes du règne animal. J'ai souvent été frappé du petit nombre de parasites que présentent des animaux aussi vulgaires que *Mytilus edulis*, *Arenicola piscatorum*, *Asteracanthion rubens*, *Crangon vulgaris*, etc., alors que les parasites abondent chez des formes assez voisines : *Tapes pullastra*, *Capitella capitata*, *Amphiura squamata*, *Pagurus bernhardus*, etc.

(2) Guérin-Meneville, in *Bulletin de la Soc. entomologique de France*, Séance du 23 nov. 1864, p. xlvii. J'ai moi-même été témoin, étant enfant (vers 1855), d'une prétendue pluie de *Mermis nigrescens* Duj. aux environs de Valenciennes. Mais ces Néma-

C'est aussi dans la larve du hanneton et d'autres scarabées que vivent en parasites les premiers stades larvaires de l'*Echinorhynchus gigas* Goeze, ver Acanthocéphale dont l'état adulte se rencontre dans l'intestin du porc.

« Tous ces Helminthes, dit M. Laboulbène, ne sont que des parasites passagers, trouvant dans les larves un hôte provisoire *qu'ils ne tuent pas.* »

Cela est parfaitement vrai. Mais il n'est sans doute pas exact d'en conclure avec le savant professeur : « *leur action n'est pas funeste ; le serait-elle, les effets en seraient bien faibles.* »

On peut considérer comme très probable en effet que les *Mermis* et les larves d'Echinorhynques, tout en respectant la vie de leur hôte, déterminent ces modifications profondes que nous avons désignées sous le nom de *castration parasitaire* et que Réaumur avait déjà signalées chez les *Bombus* infestés par un Nématode, le *Sphaerularia bombi.*

Les insectes parasités par les Nématodes de la cavité générale sont le plus souvent frappés de stérilité et même lorsqu'ils parviennent à l'état adulte (ce qui n'arrive pas toujours), ils sont constamment incapables de reproduire leur espèce (1). Il y a donc intérêt à propager ces Helminthes et la chose n'est pas impossible ainsi que nous nous proposons de le démontrer dans un autre travail.

Nous pensons aussi que l'on n'a pas recherché avec assez de soin les parasites du hanneton qui peuvent exister dans les groupes des insectes Diptères et Hyménoptères. On rencontre fréquemment dans les endroits où le ver blanc a pullulé, une Muscide de la tribu des *Dexinae*, la *Microphthalma europœa* Egger. Les premiers états du développement de cette mouche sont encore inconnus. Mais

todes ne devaient pas être sortis du corps d'insectes à vie souterraine ; car au lieu de couvrir le sol et les plantes basses seulement, comme dans les cas observés par Dujardin et P.-J van Beneden, etc., les vers se trouvaient aussi en grande quantité sur les feuilles des arbustes et notamment sur les fleurs de rosiers à tête. On était aux premiers jours de juin. Peut-être les *Mermis* avaient-ils vécu dans les hannetons adultes, mais il m'est impossible de rien préciser à cet égard.

(1) Guerin-Méneville a trouvé dans un *Melolontha vulgaris* un Helminthe qui, déroulé, avait une longueur de plus d'un mètre (*Soc. entomol.* 1857, p. CXLIII). Il est certain que ce ver ne laissait nulle place aux organes génitaux. J'ai observé aussi la complète stérilité d'un *Larinus* infesté par un Nématode que j'avais recueilli moi-même dans les Vosges sur un capitule de *Centaurea nigra.*

une espèce congénère la *Microphthalma nigra* Macq. vit en parasite aux Etats-Unis, d'après Williston, chez les larves du genre *Lachnosterna*, très voisines de nos vers blancs dont elles sont les représentants en Amérique du Nord. Il y a là une indication que nous aurions tort de négliger.

D'autre part les naturalistes américains (S. A. Forbes et Riley en particulier) ont constaté la présence d'Hyménoptères (Ophionides et *Tiphia inornata*) parasites également des larves de *Lachnosterna*.

Peut-être pourrait-on, même si la présence de semblables parasites était bien constatée en Europe, introduire cependant chez nous les formes américaines correspondantes. C'est le cas de dire, en effet, abondance de biens ne nuit pas.

Les succès obtenus en Californie et ailleurs par l'introduction de la Coccinelle, *Vedalia cardinalis*, parasite des cochenilles et par l'acclimatation d'autres insectes de divers ordres, parasites de certains fléaux de l'agriculture, sont bien de nature à encourager les tentatives de ce genre.

Depuis assez longtemps les deux continents se sont contentés d'échanger des pestes telles que le *Phylloxera*, la Galéruque de l'Orme, etc. Il serait peut-être opportun d'essayer d'acclimater à la suite de ces insectes nuisibles, les parasites qui peuvent, sinon les faire disparaître, au moins en diminuer le nombre et l'expansion.

Dans le cas du hanneton qui est bien un produit de la vieille Europe, nous proposons donc d'introduire, à côté des parasites européens qui paraissent insuffisants, les parasites exotiques infestant des espèces d'un genre très voisin, les *Lachnosterna*. Nous espérons que ces derniers s'adapteront facilement à nos *Melolontha* indigènes de même que nous avons vu par exemple certaines de nos Tachinaires indigènes s'adapter aux chenilles d'*Attacus* exotiques (Bombyx de l'Ailante) élevées en plein air et naturalisées dans notre climat.

Le *Melolontha vulgaris* présente aussi un certain nombre de parasites appartenant au règne végétal. Mais avant de parler de ces cryptogames, dont une espèce principalement doit nous occuper dans le présent travail, nous dirons quelques mots des procédés de destruction mécaniques ou chimiques qui ont été préconisés contre le hanneton et sa larve.

Le hannetonnage, c'est-à-dire la récolte directe de l'insecte adulte autant que possible avant la ponte, a donné de merveilleux

résultats partout où les cultivateurs ont bien voulu se syndiquer et agir de concert sous la direction d'agronomes expérimentés, tels que MM. Reiset, Le Moult, etc. Dans un rapport très complet imprimé à l'*Officiel* et publié également dans le *Journal d'agriculture pratique* (9 mai 1889, p. 670), M. le professeur Brocchi a parfaitement résumé tout ce qui concerne cette question et montré les avantages d'un procédé qui restera longtemps encore, ainsi que nous n'avons cessé de le proclamer, le moyen le plus efficace, sinon le plus économique, de combattre ce que M. E. Blanchard a appelé justement « l'incomparable fléau de l'agriculture ». (1)

Le hannetonnage deviendra plus avantageux encore si, comme on peut l'espérer, on arrive à utiliser commodément en qualité d'engrais les cadavres des millions d'insectes détruits par ce procédé.

L'emploi des agents chimiques (naphthaline, benzine, sulfure de carbone, etc.) nous paraît infiniment moins recommandable. Le procédé Croizette-Desnoyers (injection de benzine ou de sulfure de carbone dans le sol en opérant suivant la méthode pratiquée pour combattre le *Phylloxera*) a joui quelque temps d'une certaine faveur.

Mais tous les hommes pratiques que j'ai pu consulter à ce sujet m'ont avoué qu'ils avaient dû renoncer à ces moyens chimiques. Tout récemment encore, M. d'Hennezel d'Ormois, vice-président de la Société d'agriculture de l'Aisne (un des départements où le hanneton commet le plus de dégâts), s'exprimait ainsi au sujet de ces tentatives malheureuses :

« Nous dûmes nous contenter d'expérimenter une assez grande quantité d'insecticides dont les résultats furent négatifs ou à peu près, malgré les promesses des prospectus. Nos essais faits concurremment avec ceux de notre sympathique directeur de la station

(1) Le hannetonnage paraît avoir été pratiqué dès la plus haute antiquité, si l'on en juge par ce passage de la Bible :

« *On amassera vos dépouilles comme on amasse une multitude de hannetons dont on remplit des fosses entières.* » Isaïe XXXIII. 4. (Traduction Le Maistre de Sacy).

Une lettre de M. de Beauchêne à la Société des Agriculteurs de France (1886), rappelle « qu'en 1786, Madame Élisabeth, faisant appel aux voisins et à l'autorité, contribua à diminuer le désastre dont les hannetons menaçaient les plantations de Montreuil ».

Dans les temps plus modernes (1833), Auguste Romieu, le fameux préfet de la Sarthe, fut un des plus ardents promoteurs du hannetonnage.

agronomique de l'Aisne, M. Gaillot, ont été inefficaces bien que faits sur une assez grande échelle, grâce à la complaisance d'un de nos collègues. Aussi sommes-nous dans l'impossibilité de recommander aucune des substances employées, depuis la benzine et le sulfure de carbone jusqu'aux poudres les plus bitumineuses et les plus nauséabondes. »

Nous devons dire cependant qu'aux États-Unis, où l'étendue des cultures et la cherté de la main-d'œuvre rendent tout à fait inapplicables les procédés usités en Europe sous le nom de hannetonnage, le professeur Forbes a essayé avec succès contre les larves de *Lachnosterna* l'emploi du Kérosène (pétrole d'Amérique). Le Kérosène est émulsionné par le savon suivant la méthode indiquée par les agronomes américains et on étend cette émulsion de 7 à 10 fois son volume d'eau. A ce degré de concentration le mélange tue les vers blancs sans nuire aux végétaux. Il coûte environ un centime et demi le litre non compris la main d'œuvre (1).

Enfin, comme dans une lutte aussi difficile il ne faut négliger aucune des armes dont nous pouvons disposer, j'ai voulu, bien que cela dût me détourner pendant quelque temps de mes recherches ordinaires de biologie générale, étudier l'application à la destruction du *Melolontha* de la méthode expérimentée avec de très bons résultats en Russie par Metschnikoff et Krassilstschik contre le charançon de la betterave (*Cleonus punctiventris*) et le petit hanneton des blés (*Anisoplia austriaca*).

(1) Les agriculteurs des États-Unis appliquent avec succès depuis un certain nombre d'années, dans la lutte contre un grand nombre d'insectes nuisibles, trois substances : *vert de Paris, pourpre de Londres* et *kérosène*, dont les deux dernières sont presque inconnues en France. J'ai vainement essayé de me renseigner auprès de nos chimistes (chimistes théoriciens et marchands droguistes), sur le pourpre de Londres, qui est un produit arsenical et sur le kérosène, qui est une variété de pétrole américain. Aucun de nos grands établissements d'enseignement agricole ne s'est préoccupé d'étudier l'emploi de ces substances, et j'ai dû pour obtenir des éclaircissements sur cette importante question, m'adresser directement à M. le Professeur C.-V. Riley, l'habile entomologiste de Washington, qui a tant fait pour rendre pratique et généraliser l'emploi des puissants insecticides dont nous parlons. Je me borne pour le moment à renvoyer les lecteurs désireux de plus amples informations à la dernière circulaire de U. S. Departement of Agriculture : *Condensed informations concerning some of the more important insecticides* (Division of entomology, Circular n° 1, second series, may 1891). Il serait très utile de traduire cette circulaire fort pratique, à l'usage de nos agriculteurs, en transformant les mesures américaines en mesures françaises. Voir aussi : F. M. Webster, *Insecticides and their application*, Indiana Horticultural Report 1889.

Il m'a semblé que les résultats acquis dans mes travaux antérieurs sur les cryptogames parasites des insectes ne devaient pas rester inutilisés et que l'expérience péniblement obtenue par moi de cette partie de la science intermédiaire entre la botanique et l'entomologie (domaine si imparfaitement exploré) me faisait un devoir de ne pas me désintéresser des tentatives faites dans un but d'utilité générale par quelques hommes pratiques : car sans l'appui de la science pure de pareilles tentatives doivent forcément échouer.

C'est cette pensée qui m'a décidé à entreprendre ce travail et à le poursuivre malgré les difficultés et les ennuis de toute nature que j'ai rencontrés sur ma route (1).

J'ai d'ailleurs été vivement encouragé par la bienveillance avec laquelle M. Tisserand, Directeur de l'agriculture, a constamment accueilli mes essais et je le prie de vouloir bien recevoir ici l'hommage de ma reconnaissance.

*
* *

II. HISTORIQUE DE LA DÉCOUVERTE EN FRANCE DU CHAMPIGNON DU HANNETON.

Au cours des recherches que je poursuis depuis une quinzaine d'années dans le but d'employer les champignons entomophytes à la destruction des insectes nuisibles, j'ai souvent eu l'occasion de me plaindre de l'indifférence que je rencontrais chez les cultivateurs, c'est-à-dire chez les personnes les plus directement intéressées à la question. Souvent aussi j'ai opposé à cette indifférence, le zèle déployé par les sociétés agricoles de l'étranger, notamment de

(1) Une de ces difficultés, et non la moindre, consistait dans la rédaction de notre mémoire. Nous nous trouvions en présence de problèmes délicats, les uns intéressant uniquement les hommes de science, les autres touchant à des questions purement pratiques. Souvent aussi ces deux ordres de considérations se trouvaient intimement mélangés et dans une dépendance réciproque. Nous avons parfaitement conscience de n'avoir pas toujours réussi à satisfaire les deux catégories de lecteurs auxquels nous nous adressons. Qu'on nous sache gré au moins de l'avoir essayé !

la Russie et de l'Amérique du Nord. pour encourager les tentatives analogues faites par les hommes de science de ces pays (1).

Ce fut donc avec presque autant de surprise que de plaisir que je reçus, le 19 mars 1889, la visite de M. Le Moult, président du syndicat de hannetonnage de Gorron (Mayenne), qui, ayant eu connaissance de mes travaux et de ceux de Metschnikoff et Krassilstschik dont j'avais récemment publié l'analyse dans ce *Bulletin* (2), venait me demander des indications sur l'application possible de ces méthodes nouvelles à la destruction du ver blanc.

M. le Moult m'était connu et recommandé comme un homme pratique de grande valeur par l'intéressant rapport sur le hannetonnage que mon collègue et ami, le professeur Brocchi, nous avait lu récemment au Comité technique institué près le Ministère de l'Agriculture pour l'étude des Insectes et des Cryptogames nuisibles. Je lui indiquai mes diverses publications relatives au sujet qui l'intéressait, comme je les avais indiquées quelques mois auparavant à M. Vivien (3). Je lui donnai en outre le conseil de recourir aux Isariées de préférence aux Entomophthorées qui m'avaient paru moins facilement cultivables, ou aux Bactériacées dont il était plus difficile d'obtenir des cultures pures. La muscardine du ver à soie (*Botrytis bassiana* Bals) et la muscardine verte (*Isaria destructor* Metschn) me paraissaient les deux espèces les plus favorables pour tenter l'infestation artificielle du ver blanc. Les travaux déjà anciens

(1) Un exemple tout à fait topique nous est offert par ce qui s'est passé aux États-Unis pour le Champignon du *Chinch-bug* (*Blissus leucopterus* Say), punaise parasite des blés. Ce cryptogame, découvert il y a quelques années (1887) dans l'Illinois, où il occasionnait des épidémies naturelles très meurtrières pour l'insecte nuisible, fut d'abord considéré par Burrill comme un *Botrytis*. Les premières cultures pures ont été obtenues en mai 1891 par R. Thaxter, qui identifia provisoirement le Champignon du *Blissus* avec le *Sporotrichum globuliferum* Spegazzini. Les professeurs Burrill, S.-A. Forbes et F.-H. Snow ont cherché immédiatement à rendre pratique l'emploi de ce précieux auxiliaire de l'agriculture. Dès le mois de février 1891, l'État de Kansas accordait à F.-H. Snow une subvention de 3,500 dollars pour lui permettre de tenter avec le concours des fermiers des expériences en grande culture, expériences dont le résultat aujourd'hui publié, est des plus satisfaisants. Voir *C.R. Soc. Biol.*, 21 mai 1892.

(2) Voir *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XIX, 1888, p. 461 et t. XX, 1889, p. 81 et p. 120.

(3) M. Vivien a parlé tout des premiers de l'application des cryptogames à la destruction des hannetons dans une conférence faite le 2 mars 1889 et publiée dans le *Bulletin du Comice agricole de St-Quentin*, t. XXXIX, nos 2 et 3.

d'Audouin et de de Bary, ceux plus récents de Metschnikoff et de Krassilstschik légitimaient, à notre avis, l'espérance du succès. Mais j'insistais principalement sur l'intérêt qu'il y aurait à employer un parasite naturel du hanneton. Car je savais, contrairement à l'opinion émise par un savant illustre devant la Société nationale d'agriculture, que le hanneton possède plusieurs parasites animaux et végétaux et certaines données de Bail et de de Bary (les seules dans ce sens que je connusse alors) me portaient à penser que, parmi ces parasites, se trouvait au moins une Isariée.

Mieux que personne, le président du syndicat de Gorron sous les yeux duquel passaient tous les jours des milliers de vers blancs était en position pour chercher ce cryptogame hypothétique, son attention ayant été une fois attirée par les descriptions des auteurs sur l'apparence de *momies* que prennent les cadavres d'insectes envahis par les champignons entomophytes.

Pour diverses raisons dont il a donné le détail (**20**, 1891, p. 1394, (1), M. Le Moult dut renoncer à l'emploi des *Botrytis bassiana* et de l'*Isaria destructor*. Mais avec une sagacité digne d'éloges il ne tarda pas à trouver en abondance un parasite naturel du *Melolontha vulgaris* qui répondait parfaitement à notre attente et justifiait nos suppositions.

Voici en quels termes M. Le Moult lui-même me faisait part de son intéressante découverte :

« .... Le canton de Gorron ne se prêtait pas, pour le moment, à nos recherches. Nous venions de terminer notre deuxième campagne contre les hannetons dont nous avions encore détruit 10,000 kilogrammes.

» Le sol ne renfermait plus que des œufs dont l'éclosion n'était pas encore commencée. Il nous était donc assez difficile de trouver ce que nous cherchions.

» Mais à Céaucé (Orne), nous possédons un autre syndicat et avec lui un vaste champ d'expériences et c'est de ce côté que nous avons dirigé nos efforts.

» L'Orne fait partie de la série de départements où les hannetons ont fait leur apparition en 1889 en nombre très considérable ; tandis

(1) Les chiffres en caractères gras, placés entre parenthèses, renvoient à l'index bibliographique, page 109.

qu'à Gorron, comme dans la plupart des cantons de la Mayenne, la principale sortie de ces coléoptères ne s'est produite que cette année (1890).

» A Céaucé, nous étions donc certain de trouver des larves de la deuxième année, et, en effet, une grande quantité de vers blancs avaient déjà été recueillis et apportés à la mairie lorsque nous nous y rendîmes le 27 juin dernier.

» Malheureusement ces larves se décomposent assez rapidement lorsqu'elles sont recueillies en grande quantité et que le ramassage date déjà de quelques heures. Ces larves s'écrasent surtout assez facilement et, au moment de la réception, le tout forme une masse presque informe au milieu de laquelle il est assez difficile de trouver quelques vers intacts.

» Il nous fallut donc renoncer à faire nos observations au moment des arrivages et nous prîmes la détermination de faire directement nos recherches dans les terrains infestés.

» Il faut dire que nous avons été quelque peu aidé dans cette enquête, par les réponses de certains cultivateurs aux questions que nous leurs posions relativement à l'aspect que pouvaient parfois présenter les larves découvertes par les labours.

» M. Le Marchant, président du Conseil d'arrondissement de Mayenne, possède, dans la commune de Céaucé, une propriété d'agrément appelée *La Pierre* et, autour de cette propriété, plusieurs fermes très importantes où le hannetonnage a été pratiqué d'une manière exemplaire en 1889. Un seul des fermiers de M. Le Marchant a détruit près de 1,000 kilogrammes de hannetons, et ne manque d'ailleurs jamais de procéder au ramassage des vers blancs que découvre la charrue.

» Malgré cela, et en raison du voisinage de certaines communes n'ayant rien fait contre le fléau, quelques parties de la propriété de *La Pierre* étaient encore assez sérieusement ravagées.

» L'une des prairies, surtout, située sur le côteau gauche dominant la rivière La Varenne, présentait un aspect des plus lamentables. La récolte du foin y avait été presque nulle. Les vers blancs y étaient si nombreux que l'herbe n'avait plus de racines et que, flétrie, desséchée, elle s'enlevait partout à poignée. C'est là que nous fîmes nos

fouilles les plus sérieuses, celles qui ont enfin récompensé nos efforts.

» Au nombre des larves que nous mettions à découvert, nous en avons trouvé dont la mort était de date assez récente et qui présentaient cette particularité qu'elles étaient complètement couvertes d'une sorte de moisissure blanche, envahissant toute la masse et se développant dans tous les sens à travers la terre.

» Tout autour de chaque ver momifié, et sur un rayon de 7 à 8 centimètres, la terre était toute pénétrée du mycelium de ce champignon dont la nature nous était inconnue, mais qui devait certainement avoir déterminé la mort de l'insecte.

» La proportion des vers atteints, par rapport aux vers sains, était d'environ 10 %.... »

Dès le 28 juin 1890, M. Le Moult m'expédiait un certain nombre de vers parasités recueillis à Céaucé. Le même jour, je lui répondais qu'il s'agissait bien d'un *Isaria* que je considérais comme voisin de l'*Isaria farinosa* et dont il serait désirable, pour une détermination plus complète, de rechercher plus tard, vers l'automne ou au printemps suivant, la forme définitive ascosporée (*Cordyceps* ou *Torrubia*) dans les endroits où abondait naturellement l'état conidiophore (1).

J'engageais aussi mon correspondant à faire des essais d'infestation d'abord en plaçant des vers sains avec des vers momifiés, puis en piquant légèrement des vers sains et les mettant au contact de vers ou de débris de vers malades. Je promettais enfin de faire moi-même des expériences de ce genre et des essais de culture sur milieux artificiels.

(1) Il est heureux vraiment que M. Le Moult ait donné à ma réponse (11, C. R. Acad. sc., 11 mai 1891), une publicité que je ne lui demandais guère. Cela permettra au lecteur impartial de mieux apprécier la *bonne foi* de M. Delacroix lorsqu'il dit : « M. Giard lui écrivit (à M. Le Moult) que sa découverte était fort intéressante, *mais qu'il ne pouvait lui indiquer le nom de ce Champignon, tant qu'il n'en posséderait que la forme conidiale* ». Si M. Delacroix avait dit le *nom spécifique*, il aurait agi avec honnêteté. Car, ainsi qu'on l'a vu ci-dessus, j'avais indiqué immédiatement à M. Le Moult le groupe naturel, et même avec probabilité, le genre auquel appartenait le Champignon. Mais en lançant cette contre-vérité, M. Delacroix a pensé que sans doute il en resterait toujours quelque chose, et qu'il aurait l'air d'avoir reconnu le premier la nature d'un cryptogame que j'avais étudié six mois avant lui !

Ces expériences furent poursuivies en effet pendant l'automne et l'hiver suivant. Dès le mois de novembre, je montrai des cultures pures du parasite à divers naturalistes et le 11 avril 1891, je pus présenter à la Société de biologie des cultures de l'*Isaria* du hanneton obtenues sur divers milieux artificiels en même temps que des momies de vers blancs et de larves de *Tenebrio molitor* produites soit par infestation au contact, soit par inoculation (**8**, p. 236).

Dans l'intervalle, M. Le Moult avait publié sa découverte dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (3 novembre 1890) et l'Institut agronomique, qui jusqu'alors s'était fort peu préoccupé de l'étude appliquée des champignons entomophytes, commença enfin (décembre 1890) à s'intéresser à la question. Des échantillons apportés de Céaucé par M. Le Moult permirent à MM. Prillieux et Delacroix d'obtenir à leur tour des cultures artificielles (*Comptes rendus de l'Académie*, 11 mai 1891) (1). Ils arrivaient ainsi bons derniers comme on l'a constaté très justement (**20**, p. 1394) et c'est en vain, qu'en changeant le nom que nous avions attribué au parasite, ils ont essayé de revendiquer une priorité qui ne leur appartenait pas.

M. Le Moult, peu habitué aux recherches patientes de micrographie, s'est étonné sans doute de la lenteur que je mettais à faire connaître les résultats de mes premières investigations : il a pris pour de la négligence ce qui n'était que prudence scientifique, et, dans son désir très légitime de tirer promptement parti de sa découverte, il s'est adressé sans attendre ma réponse à un laboratoire dépendant du Ministère de l'Agriculture, dont relevait sa mission de hannetonnage.

Il ne laissait pas ignorer d'ailleurs que j'étais déjà saisi de la question et que je lui avais fourni des indications sur la nature du champignon parasite du ver blanc. Rien que de très naturel et de très correct en tout cela.

Rien d'étonnant non plus à ce que les professeurs et préparateurs de l'Institut agronomique s'empressent de se mettre au courant des découvertes qui peuvent être faites en dehors d'eux, surtout lorsque ces découvertes sont susceptibles d'application. C'est leur

(1) L'établissement forestier des Barres (Loiret) était arrivé au même résultat, dans le mois de février, mais sans publier le fait (**20**, p. 1394).

rôle et leur devoir de vulgariser et de rendre pratiques tous les résultats nouveaux obtenus dans les sciences physiques au sens le plus large du mot. Il n'a donc pu entrer un instant dans ma pensée « *de revendiquer comme ma propriété l'étude du parasite du ver blanc* », ainsi que m'en accuse M. Delacroix (**19**, p. 16) (1). Mais si je n'ai jamais eu cette prétention, il m'est au moins permis de protester contre le procédé en usage dans certains laboratoires et qui consiste à traiter les découvertes scientifiques comme une foule de gens traitent les brevets d'invention en se les appropriant par un léger démarquage (2).

Sur ce point je veux bien « *m'en rapporter moi aussi à l'opinion des mycologues et des personnes désintéressées* ».

*
* *

III. DESCRIPTION DU CRYPTOGAME.

Le champignon parasite du hanneton, que nous appellerons dès à présent *Isaria densa* (Link) Fries, sauf à justifier tout à l'heure

(1) Cela a toujours été si loin de ma pensée que, dans ma première communication à la Société de Biologie (11 avril 1891), je disais explicitement : « J'espère pouvoir bientôt communiquer à la Société la suite de ces recherches pour l'achèvement desquelles *je sollicite les conseils de tous les hommes compétents* ».

(2) Dans toutes les parties des sciences biologiques où les études de taxonomie sont poursuivies avec ardeur, on voit sévir ce fléau des *puristes* à l'affût de la moindre faute de nomenclature, parfois même de la moindre faute d'orthographe, qui leur permette de mettre leur nom, en vrais parasites, à la place de celui des naturalistes les plus méritants. « Cette sorte de travail, qu'on pourrait appeler de la *comptabilité* scientifique, écrivait récemment un éminent entomologiste français, peut être fait par le premier venu et il n'est même pas nécessaire d'être naturaliste pour cela..... Il est abusif et intolérable, lorsque le *puriste* se contente d'indiquer en quelques lignes des changements de noms dans une publication scientifique, enlevant ainsi à un auteur sérieux l'*étiquette* qui couvre un travail consciencieusement fait ». (Ragonot, *Soc. entomologique de France*, 1891, p. 114). *Comptables scientifiques !* dit avec indulgence M. Ragonot, soit, mais comptables de la race de ceux qui laissent tôt ou tard la frontière entre eux et la justice de leur pays ! Heureusement il existe pour les choses de science une justice internationale à laquelle nul ne peut échapper.

cette désignation (voir pages 32 et suiv.), se présente dans la nature sous des aspects très caractéristiques.

Dans les endroits secs et dans les sols légèrement sablonneux, les cadavres de vers blancs tués par l'*Isaria* sont durcis, cassants et recouverts par un mince duvet blanc, qui occupe une étendue plus ou moins grande de la surface, ne laissant parfois à nu que les portions chitineuses épaisses d'un brun rougeâtre dont sont formées la tête et les pattes. [Pl. I, fig. 2].

Ce revêtement blanchâtre présente l'aspect d'une moisissure ou d'une substance pulvérulente, suivant que le développement du champignon est plus ou moins avancé, suivant aussi que le sol est plus ou moins humide.

Lorsque les vers ainsi momifiés et blanchis extérieurement sont abondants dans un terrain cultivé, il semble au moment du labour que le sol soit rempli de petites concrétions calcaires ramenées à la surface par le fer de la charrue.

Dans les terres plus humides et argileuses, le champignon ne forme pas simplement une sorte de gazon enveloppant comme d'un linceul le cadavre du ver blanc: il émet en outre des prolongements irréguliers, longs parfois de cinq, six centimètres et même plus. [Pl. I, fig. 3].

Ces prolongements agglutinent des blocs de terre, des racines de végétaux, et autres corps étrangers. Ils s'étendent souvent d'une momie à une momie voisine, réunissant par un réseau vivant toutes les victimes que le champignon a faites dans un espace déterminé.

Les cordons ainsi formés sont couverts, comme le revêtement des momies, par une fine poussière blanche qui laisse sur les doigts de l'observateur, une légère empreinte comme lorsque l'on manie un bâton de craie.

C'est généralement à une profondeur de 20 à 35 centimètres que l'on rencontre le plus de vers momifiés dans les endroits où sévissent les épidémies naturelles de l'*Isaria*.

Lorsque le champignon infeste le hanneton à l'état adulte, le corps de l'animal est également transformé en une momie et présente un poids supérieur au poids des cadavres de hannetons morts de mort naturelle. Le revêtement externe dû à l'*Isaria* est généralement moins étendu que chez le ver blanc, l'armure solide de chitine formée

par les élytres et les arceaux ventraux du thorax et de l'abdomen empêchent, en effet, l'extension du parasite qui se développe surtout aux points d'articulation des pièces chitineuses sous les élytres, autour du thorax et des pièces buccales, etc. [Pl. I, fig. 1].

Souvent aussi la momification du corps est moins complète chez l'insecte adulte que chez la larve.

Si l'on brise une momie de ver blanc récemment extraite du sol, et par conséquent encore humide, on obtient facilement une cassure nette, donnant comme section une coupe transverse de l'animal. Sur cette coupe on ne voit guère à l'œil nu qu'un tissu compact succulent qui emplit toute la cavité du corps ; le tube digestif seul reste intact au milieu de la section, tantôt vide, tantôt renfermant encore quelques débris alimentaires. L'odeur de ces momies ouvertes est plutôt agréable : elle rappelle le parfum des champignons de couche et, si l'on arrivait à vaincre tout préjugé, je suis convaicu qu'on pourrait les manger non seulement sans dégoût, mais même avec un certain plaisir.

A l'état sec, après quelques jours d'exposition à l'air libre, les momies se brisent encore plus facilement et leur contenu présente alors l'aspect de la moelle de certains végétaux : la couleur, au lieu d'être grisâtre comme à l'état frais, devient blanche ou jaunâtre. Ces momies desséchées peuvent d'ailleurs reprendre leur forme et leur consistance primitive, lorsqu'on les place pendant vingt-quatre heures dans une chambre humide.

Dans tout ce qui précède, nous avons envisagé le champignon à l'apogée de son développement. Mais à côté des larves qui sont arrivées à cette période, correspondant, comme nous le verrons, au maximum de sporulation, on en trouve beaucoup d'autres qui manifestent seulement les premiers symptômes de la maladie. Celles-ci se reconnaissent extérieurement à la teinte rosée qu'elles prennent quelquefois même avant la mort et toujours, en tout cas, après la mort de l'animal. Leur consistance s'accroît peu à peu à mesure que le champignon se développe à l'intérieur du corps ; quant à l'efflorescence extérieure, elle se manifeste seulement plus tard et dans les conditions que nous indiquons ci-dessous.

De même, on trouve également un grand nombre de larves qui ont dépassé la période de sporulation. Celles-ci deviennent de plus en plus sèches. Le tissu interne, dont nous avons parlé, disparaissant

peu à peu à mesure qu'il est utilisé, pour nourrir le revêtement gazonnant externe et produire les spores. En même temps, les radicelles des végétaux voisins pénètrent généralement dans ces larves, dont la cuticule est rompue en divers points. Il arrive parfois. que ces radicelles forment un épais chevelu bourrant la dépouille de la larve. Cet état, que M. Le Moult a appelé l'état dissocié, est bientôt suivi d'une désagrégation totale de la momie, dont on ne retrouve plus que les parties cornées (tête et pattes) avec quelques lambeaux de cuticule. Nous reparlerons plus tard de cette décomposition de la momie qui a donné lieu à diverses erreurs d'observation.

Pour faire une étude plus complète du cryptogame, il est absolument nécessaire de recourir au microscope. Cette étude doit porter à la fois sur la masse interne constituant le corps de la momie et sur le revêtement externe formant la moisissure blanche qui couvre plus ou moins le cadavre momifié. L'examen microscopique doit porter : 1° sur des dilacérations des diverses parties que l'on veut étudier ; 2° sur des coupes longitudinales et transversales faites soit à la main soit au microtome à travers la momie.

Les coupes ont été obtenues après fixation au sublimé et à l'alcool absolu et inclusion dans la paraffine. Nous avons aussi employé, mais avec moins de succès, la fixation à l'acide osmique et l'inclusion dans le collodion (celluloïdine). Il est impossible de se rendre compte, sans l'emploi des coupes, des rapports qui existent entre les parties du champignon situées à l'intérieur et à l'extérieur de la momie.

Sclérote. — La masse interne de la momie, que nous appellerons dorénavant le *sclérote*, se montre formée par des filaments cellulaires à cellules bien nettes et assez volumineuses, d'un diamètre qui peut aller jusqu'à 10 et 12 μ et d'une longueur variable (15 à 20 μ et même beaucoup plus). [Pl. IV, fig. 1, (*scl*) et Pl. III, fig. 1, 2 et 3].

L'aspect général de ce tissu rappelle tout à fait celui que donnent les coupes faites dans les sclérotes beaucoup moins volumineux d'ailleurs de certains *Botrytis* épiphytes. On peut le comparer

notamment aux figures données par CAVARA pour le sclérote de *Botrytis parasitica* CAV., parasite de *Tulipa gesneriana* L. (1)

Les filaments de ce sclérote sont ramifiés et les ramifications s'enchevêtrent les unes entre les autres en laissant entre elles des espaces libres, comme on le voit sur la Fig. 1 (*scl*) de notre Pl. IV. Vers leur extrémité, au point où ils traversent la cuticule pour se diriger vers l'extérieur, les filaments vont en s'amincissant [Pl. III, fig. 3]. Mais à l'intérieur du sclérote ils gardent un calibre assez considérable, surtout si on les compare aux hyphes fructifères externes. Jamais non plus ils ne s'anastomosent les uns avec les autres. Il est donc inexact de dire, comme le fait M. DELACROIX, que le sclérote est constitué par des masses de filaments *ténus et finement anastomosés entre eux*.

Les éléments cellulaires du sclérote ne sont pas régulièrement cylindriques : ils ont plutôt la forme des os longs, c'est-à-dire qu'ils présentent un diamètre moindre dans la partie médiane et se renflent en têtes arrondies aux deux extrémités [Pl. III, fig. 1 et 2].

A l'état jeune, ces éléments sont remplis d'un protoplasme homogène, hyalin, réfringent, facile à colorer par le picrocarmin ou les couleurs d'aniline. Bientôt ce protoplasme devient vacuolaire et les cellules ne présentent plus que deux calottes réfringentes situées à chaque extrémité [Pl. III, fig. 1, 2 (*a*)]. Ces amas, fortement réfringents, présentent les réactions du glycogène et je les considère comme constituant les réserves nutritives du champignon. Les choses demeurent en cet état pendant toute la période de repos de la masse du sclérote.

Plus tard, quand les hyphes fructifères commencent à se développer, la substance glycogénique subit une transformation. Elle donne naissance à des globules graisseux plus ou moins abondants, suivant les dimensions de la cellule, mais généralement au nombre de deux dans les cellules moyennes, comme si chacun des globules se formait dans ce cas aux dépens de l'amas glycogénique terminal correspondant [Pl. III, fig. 1 et 2 (*b*)]. A mesure que les éléments du sclérote prennent une forme plus allongée pour se transformer en

(1) CAVARA. Champignons parasites nouveaux des plantes cultivées. *Revue mycologique* de ROUMEGUÈRE, T. 10, 1888, p. 205, Pl. LXXI, Tab. VI du mém. original, fig. 3 et 4

hyphes extérieures, les globules graisseux deviennent plus petits et finissent même par disparaître complètement [Pl. III, fig. 3 (*m* et *n*)].

C'est en s'appuyant sur des dilacérations grossièrement faites que M. Delacroix a pu écrire : « Dans la préparation microscopique nagent de grosses gouttes graisseuses *provenant du corps même de l'animal* » (**19**, p. 9). Les globules graisseux ont, comme nous venons de le voir, une origine nettement végétale et au moment où le sclérote est bien constitué les *corps graisseux* du ver blanc ont entièrement disparu.

Hyphes extérieures. — Le sclérote, dont nous venons de donner la description, peut être considéré comme une sorte de tubercule séparé de l'extérieur par la peau de la larve qui lui forme une enveloppe protectrice, et destiné à fournir plus tard les éléments nécessaires au développement de la partie extérieure et fructifère du champignon, celle qui constitue le gazon ou velours blanc dont nous avons parlé ci-dessus.

Sur une momie placée depuis peu de temps en chambre humide, les hyphes externes se présentent au microscope sous la forme de filaments très fins (1,5 à 2 μ de diamètre) dans lesquels les cloisons cellulaires sont difficilement visibles, bien qu'on les retrouve cependant sans difficulté par l'emploi des réactifs ou simplement en modifiant l'éclairage des préparations. Ces filaments sont irrégulièrement ramifiés : les uns sont complètement stériles [Pl. III, fig. 4 (*h*)], les autres portent des spores (conidies) soit latéralement soit à leur extrémité [Pl. III, fig. 4 (*c*)].

Plus tard, lorsque le développement de l'appareil fructifère est complet, les hyphes constituent une sorte de lacis inextricable dont les branches sont plus ou moins horizontales. Perpendiculairement à ce stroma s'élèvent des rameaux terminés par un épais bouquet de spores formant des glomérules assez régulièrement espacés [Pl. III, fig. 5 (*g*)]. Chacun de ces glomérules se décompose en filaments sporifères dont nous étudierons plus loin l'origine et le fonctionnement.

Rapports du sclérote avec l'appareil fructifère. — Ainsi que nous l'avons dit, ces rapports ne peuvent être bien compris que

par l'étude des coupes. Les coupes les plus instructives nous ont été fournies par le procédé suivant : On débite une momie en rondelles transversales (perpendiculaires au grand axe), épaisses de quelques millimètres ; on place ces rondelles en chambre humide jusqu'à ce que la surface libre de la coupe commence à se couvrir de duvet blanc. On fait alors dans la rondelle une série de coupes longitudinales (parallèles, par conséquent, au grand axe de la momie). On obtient ainsi des sections telles que celle que nous avons figurée Pl. IV, fig. 1, et présentant à l'observateur : 1° le tissu du sclérote (*scl*) ; 2° la coupe de la cuticule du ver blanc (*cut*) ; 3° les hyphes fructifères développées naturellement à la surface de la cuticule (*m*) ; 4° les hyphes fructifères développées en chambre humide directement sur le sclérote (m_1) ; 5° sur quelques coupes on trouve en outre, au milieu du sclérote, la section du tube digestif de la larve momifiée.

La partie m_1, lorsque la rondelle a été gardée peu de temps en chambre humide, ne renferme guère que des hyphes fructifères jeunes, telles que celles représentées Pl. III, fig. 4, mais au point de contact avec le sclérote, on voit nettement le passage des éléments du sclérote aux cellules fines des hyphes. Ce passage se fait d'une façon graduelle, ainsi que nous l'avons figuré [Pl. III, fig. 3 *m* et *n*], où sont dessinées à la chambre claire quelques hyphes à l'état naissant et par conséquent encore stériles.

La cuticule (*cut*) paraît formée d'une série de lamelles concentriques perforées par de fins canalicules dont la direction générale est normale à la surface. Ces canalicules sont parcourus par des filaments cellulaires issus du sclérote [Pl. IV, fig. 1 (*p*, *p*)], lesquels filaments se ramifient aussi entre les lamelles cuticulaires, comme on le voit par les parties p_1, p_1, parallèles à la surface sur la coupe longitudinale.

La couche gazonnante (*m*), qui recouvre le ver, provient de ces filaments intracuticulaires qui viennent émerger çà et là en des points marqués *h h* sur la figure. D'ailleurs, une fois arrivées à la surface libre, les hyphes fructifères rampent et se propagent sur cette surface et peuvent déborder, comme on le voit pour la partie m_1, sur les régions voisines, ou même sur les corps étrangers, comme nous le verrons en étudiant les hyphasmates.

Hyphasmates. — On désigne sous le nom d'*hyphasmates* les cordons formés par des faisceaux d'hyphes plus ou moins intimement agrégés et qui apparaissent autour des momies placées en terre dans un sol gras et humide. Ces cordons peuvent avoir une longueur très grande et présenter des ramifications nombreuses, comme on le voit sur notre Pl. I, fig. 2. Encore cette figure ne donne-t-elle qu'une idée imparfaite des hyphasmates qui sont légèrement rétractés et raccourcis par un commencement de dessication. Les hyphasmates sont faciles à étudier par dilacération. On les trouve constitués par des filaments à végétation très active formant çà et là par leur réunion des renflements plus ou moins épais ou des masses claviformes terminales. Il est certain que les hyphasmates se forment d'abord aux dépens des réserves accumulées dans le sclérote, mais on peut se convaincre que dans la suite ils empruntent aussi directement des aliments nourriciers aux diverses substances en décomposition qui se rencontrent dans le sol. La surface des cordons est, en effet, tapissée en divers endroits de fins filaments qui se séparent du faisceau et agissent comme des radicelles ou comme le mycelium végétatif des champignons saprophytes. Il n'est pas rare de voir des hyphasmates, séparés de la momie, continuer à végéter et à s'étendre dans le sol, envahissant de proche en proche tous les objets qu'ils rencontrent et allant disséminer au loin le cryptogame. On peut constater, en effet, que chaque fois que les hyphasmates pénètrent dans une cavité libre entre les blocs de terre, ils ne tardent pas à se couvrir de fructifications absolument comme la partie gazonnante du champignon qui recouvre directement la momie.

D'après tout ce qui précède, il est manifeste que les *hyphasmates* souterrains de l'*Isaria densa* sont absolument homologues aux hyphasmates aériens des autres *Isaria*. Ces derniers aussi ne sont pas constamment fructifères. Leur forme peut être simple ou rameuse ; enfin, ils n'apparaissent que dans des conditions déterminées et sont généralement précédés ou accompagnés d'une forme gazonnante (*Botrytis*, *Sporotrichum*, etc.).

La différence entre l'*Isaria* du hanneton et les autres *Isaria* plus généralement connus *est uniquement de même nature que la différence entre une tige aérienne et un rhizome* chez les plantes Phanérogames. Je m'étonne : 1° que ce fait important ait échappé à

la sagacité de M. Prillieux ; 2° qu'il ait été, malgré son évidence, contesté avec tant d'énergie par M. Delacroix.

Si M. Delacroix avait plus complètement étudié cet appareil hyphasmatique, il aurait constaté facilement que la production des spores n'est pas spécialement localisée, comme il l'affirme, en un endroit précis du cordon fructifère ou plutôt que cette production se fait non pas en un point topographiquement déterminé d'avance mais bien là où les conditions d'aération, d'humidité, etc., sont réunies d'une façon favorable.

Il est utile de dire aussi que les momies placées dans les terrains sablonneux ne donnent que peu ou pas d'hyphasmates ; le champignon ne trouve pas dans ces terrains une quantité suffisante d'humus ou de matières organiques pour se propager à distance, grâce à une nutrition saprophyte temporaire. Cette dernière constatation a, comme nous le verrons plus tard, une importance pratique considérable.

Forme Botrytis et forme Isaria. — La couche gazonnante, formant une sorte de velours blanc autour de la momie et constituée par des hyphes stériles ou fructifères toujours simples, constitue ce que les Cryptogamistes désignent sous le nom de forme *Botrytis*. Les prolongements (hyphasmates), formés par des hyphes agrégées et s'étendant dans le sol autour de la momie, représentent l'état *Isaria*.

Nous employons à dessein ces mots de *forme* ou *état* et non celui de *genre* ; nous verrons, en effet, qu'il ne peut être question d'un genre *Botrytis* ou d'un genre *Isaria* au sens précis que l'on donne à ce mot *genre* dans les sciences biologiques. Il n'existe pas plus un genre *Botrytis* et un genre *Isaria* qu'il n'existe, en zoologie, un genre *Nauplius* et un genre *Zoœa*, ou, si l'on préfère, un genre *Chenille* et un genre *Chrysalide*. Ces expressions désignent seulement des stades embryogéniques, des phases évolutives de certains êtres dont le développement ultime peut être connu ou inconnu. Dans le cas du champignon du hanneton, nous ne connaissons pas l'état parfait qui doit être un cryptogame ascosporé (vraisemblablement un *Cordyceps* ou un genre voisin de la famille des Hypocréacées). Il est d'usage, en pareille circonstance, de désigner l'être en question

par le nom du stade le plus élevé parmi ceux qu'on connaît ou d'appliquer à chaque état évolutif, considéré isolément, le nom qui lui convient. Nous nous conformerons à cette règle sans laquelle il n'existerait plus de nomenclature rationnelle pour le groupe provisoire des Mucédinées ou Hyphomycètes justement désignés encore sous le nom de *Fungi imperfecti.*

Momies dissociées. — La fructification des momies peut soit se faire d'une façon continue et être accompagnée de la production d'hyphasmates qui contribuent à épuiser plus rapidement le sclérote, soit se produire par poussées successives d'hyphes fructifères selon les conditions météorologiques ambiantes. C'est ainsi qu'une momie desséchée en pleine fructification peut rester pendant un certain temps dans un état de vie latente, puis reprendre son activité sporifère lorsqu'elle est de nouveau placée à l'humidité. Mais que l'épuisement du sclérote se fasse par l'un ou l'autre de ces procédés, il exige toujours une durée assez longue et qui peut comprendre quatre ou cinq mois. Après ce laps de temps la momie est complètement désagrégée, l'enveloppe de la larve ne renferme plus trace du sclérote : elle est vide ou le plus souvent elle est remplie par un fouillis de radicelles de phanérogames au milieu desquelles on trouve par milliers les spores d'*Isaria*, parfaitement mûres et tout à fait propres à l'ensemencement. Parfois même la dépouille de la larve a complètement disparu et l'on ne retrouve plus comme indices de son existence que des débris du masque céphalique corné ou des pattes écailleuses.

Si l'on dilacère et qu'on lave avec soin les amas de radicelles qui ont ainsi pris la place du sclérote, on arrive difficilement à les débarrasser des spores qui sont fixées sur ces radicelles et ont même parfois déterminé l'adhérence de grains de sable ou autres particules minérales. On obtient ainsi des préparations telles que celle figurée sur notre Pl. III, fig. 6, préparations intéressantes en ce qu'elles nous permettent d'expliquer une erreur qui a été commise par M. Le Moult (**18**. *C. R. de l'Académie*, 3 août 1891).

En certains endroits, en effet, les spores fixées extérieurement sur les radicelles desséchées paraissent contenues dans ces radicelles, et l'on comprend que, peu habitué au maniement du micros-

cope, M. Le Moult ait cru devoir interpréter ces aspects comme correspondant à une production de spores endogènes. Tous les Cryptogamistes savent que rien de semblable ne peut exister dans les champignons du groupe en question, mais il importait de rectifier cette erreur et d'en indiquer la cause.

D'ailleurs, au point de vue pratique, les observations de M. Le Moult, sur ce qu'il a appelé la dissociation des momies, ne sont pas sans importance. Il nous paraît, en effet, très probable que c'est surtout après avoir subi cette transformation que le champignon est facilement transporté à distance, soit par les agents atmosphériques, soit par les animaux fouisseurs, soit même par le travail des champs.

Pour les personnes peu au courant des recherches de ce genre et qui voudraient essayer d'utiliser le champignon du hanneton, l'emploi des momies dissociées est tout à fait recommandable. Avec ces momies les expériences d'infestation provoquée réussissent beaucoup plus sûrement et sans aucune des précautions indispensables quand on emploie les momies fraîches ou les cultures sur milieux artificiels.

Age des vers blancs infestés. — Les vers infestés sont généralement parvenus à peu près à leur taille maxima. Nous verrons que les conditions les plus favorables au développement du cryptogame se trouvent réalisées à une profondeur de 30 à 35 centimètres. Or, les vers les plus avancés en âge pénètrent seuls à cette profondeur, les jeunes restent en général près de la surface. En outre, les grosses momies sont nettement visibles, tandis que les cadavres des vers morts dans les premières phases de leur évolution peuvent facilement échapper aux regards.

Il est possible cependant que, dans certaines conditions encore mal déterminées, l'épidémie frappe surtout les jeunes *mans*. Le Dr Hofmann, de Ratisbonne, bien connu par ses intéressants travaux sur les champignons parasites de la *nonne*, m'a envoyé, en novembre 1891, un certain nombre de vers blancs très jeunes, momifiés par un cryptogame. Ces momies avaient été recueillies par le Dr Carl Eckstein, à Eberswald en Brandebourg (Prusse). Je n'ai pas réussi, malheureusement, à obtenir le développement de ces

momies, et je ne puis affirmer qu'il s'agissait bien, dans ce cas, de l'*Isaria densa* et non d'un autre champignon. Quoi qu'il en soit, le fait méritait d'être cité, ne fût-ce que pour provoquer de nouvelles recherches dans cette direction.

Le parasite sur les hannetons adultes. — Dans tout ce qui précède, nous nous sommes occupé exclusivement du parasite végétant dans les vers blancs ; les hannetons adultes peuvent aussi être infestés et souvent même d'une façon épidémique. Mais, dans ce cas, les cadavres momifiés ne se trouvent plus en général dans le sol. On les rencontre surtout dans la mousse aux pieds des arbres ou dans l'herbe des clairières et de la lisière des bois.

Nous représentons [Pl. I, fig. 1] un de ces hannetons adultes parasité. Dans ce cas, le sclérote est généralement moins développé que chez la larve et, comme nous l'avons dit ci-dessus, le développement extérieur du champignon se fait avec beaucoup plus de difficulté.

Pour diverses raisons que nous indiquerons plus loin, il ne nous paraît pas probable que la contamination s'établisse de hanneton à hanneton à l'état adulte. Si l'on rencontre en certains endroits des cadavres momifiés en abondance, c'est, à notre avis, que la terre est, dans ces localités, remplie de spores d'*Isaria* par suite d'une épidémie antérieure ayant sévi sur les vers blancs. Un certain nombre de larves sont nécessairement restées indemnes et se sont transformées en nymphes. Celles-ci, protégées par une cuticule plus épaisse, échappent assez facilement aux atteintes du cryptogame. Mais au moment de la transformation en insecte parfait, au moment où les téguments nouveaux sont mis à nus, l'infestation peut se produire. Elle peut avoir lieu également pendant les six à sept mois que le hanneton passe en terre après sa transformation ou pendant le trajet assez long et parfois assez difficile qu'il doit parcourir dans le sol pour arriver à la surface. Dans ces pérégrinations au travers de terres remplies de spores, les moindres déchirures de la cuticule protectrice (et il doit s'en produire fréquemment) deviennent des portes d'entrée pour le parasite. Ainsi s'expliqueraient, selon nous, ces épidémies chez les insectes adultes, dont nous avons nous-même observé un bel exemple, en juillet 1892, dans la forêt de Meudon.

Grâce à l'obligeance de mon collègue et ami le Dr Henneguy, j'ai pu faire l'an dernier une observation qui me paraît venir à l'appui de l'interprétation précédente. Des nymphes de *Stratiomys longicornis* Scop., parasitées par des Chalcidiens de genre *Smicra* dont Henneguy étudiait l'embryogénie, furent pour la plupart envahies par un champignon entomophyte que j'ai pu cultiver et qui est très voisin du *Sporotrichum globuliferum* Spegazzini. Un certain nombre de larves mêlées aux nymphes malades restèrent indemnes cependant et donnèrent des stratiomes ; mais ceux-ci périrent en grand nombre peu après leur éclosion infestés par le cryptogame. Or les Isariées infestent rarement les diptères adultes à l'état naturel et je suis convaincu que l'entrée du parasite a eu lieu, dans le cas qui nous occupe, au moment de l'éclosion et a été singulièrement facilitée par l'état de confinement où se trouvaient les insectes adultes et les nymphes parasitées.

Les momies de hannetons observées à Meudon au mois de juillet provenaient évidemment d'insectes éclos au mois de mai précédent. Mais un fait digne de remarque, et qui s'applique non seulement aux hannetons tués par l'*Isaria* mais à tous les insectes infestés par les champignons entomophytes, c'est la longue durée d'existence du cadavre. On sait que rien n'est plus rare que de rencontrer dans les forêts ou dans les champs des cadavres d'insectes morts de leur mort naturelle, et cela même quand il s'agit des espèces les plus vulgaires et les plus extraordinairement abondantes en un endroit déterminé. Il semble que la momification par les champignons parasites mette les cadavres à l'abri de la destruction par tous les animaux carnassiers ou nécrophages, en même temps qu'elle les préserve contre l'action des agents atmosphériques et contre les microbes de la putréfaction. Cela est tellement vrai que la rencontre d'un insecte mort, surtout quelque temps après l'époque ordinaire d'apparition de cet insecte, permet déjà de supposer l'existence dans le cadavre d'un cryptogame entomophyte.

*
* *

IV. LES PARASITES DE L'*ISARIA DENSA*.

Dans leur première publication (**10**, p. 2) non contents de rééditer en changeant le nom du champignon, les faits que j'avais publiés un mois auparavant, MM. Prillieux et Delacroix cherchaient à établir une confusion dans l'esprit du lecteur et à faire supposer que le cryptogame signalé par moi sous le nom d'*Isaria* n'était pas le parasite du ver blanc et que même il nuisait au développement de ce parasite appelé par eux *Botrytis tenella*.

Il faut citer en entier ce petit chef-d'œuvre de très habile insinuation :

« Une fois seulement, disent ces Messieurs, nous avons observé » sur une larve tuée, des fructifications d'*Isaria*; mais la présence » de ce Champignon y était sans doute fortuite. Nous sommes » disposés à considérer cette forme *Isaria* comme l'état conidial de » *Melanospora parasitica*, Sphériacée qui vit en parasite sur » le *Botrytis bassiana* et sur quelques autres Mucédinées du même » genre. La larve sur laquelle s'était développée l'*Isaria* portait » aussi quelques fructifications de *Botrytis tenella*, mais la quantité » de spores produites par cette dernière était très réduite. La » présence de l'*Isaria* constitue une condition désavantageuse pour » la culture du *Botrytis* parasite du ver blanc. C'est bien au *Botrytis* » *tenella* et non à l'*Isaria* que l'on doit attribuer la maladie et la » mort des larves de hanneton. Nous en avons fait la preuve expé- » rimentale. »

Par cet imbroglio savamment rédigé, MM. Prillieux et Delacroix espéraient faire croire et ils y ont réussi un moment: 1° qu'ils avaient les premiers trouvé le vrai parasite du ver blanc; 2° que l'*Isaria* que j'avais décrite n'était qu'un parasite du parasite, aussi nuisible par conséquent que celui-ci pouvait être utile.

Malheureusement pour mes contradicteurs toute cette histoire ne peut supporter le moindre examen.

1° Il m'eût été très difficile de cultiver *en culture pure* sous le nom d'*Isaria* l'état conidial de *Melanospora* pour la bonne raison que celui-ci vivant en parasite, comme l'a démontré Kihlman, son

mycelium ne peut se développer que là où existe déjà le champignon sur lequel il doit vivre ;

2° Dès le mois de juin 1890 (onze mois avant MM. Prillieux et Delacroix !), j'avais signalé la possibilité de l'existence de *Melanospora* sur les larves contaminées dans une lettre adressée à M. L. Moult et que celui-ci a publiée. Mais le fait même que les spores recueillies dans mes cultures pouvaient être inoculées avec succès à divers insectes écartait l'idée de toute confusion puisque le *Melanospora* est parasite des Isariées et n'infeste jamais directement les insectes ;

3° D'après M. Delacroix lui-même, chez les *Isaria* la fructification prend la forme d'une clavule constituée par des hyphes agrégées. Or, jamais rien de pareil ne s'observe chez *Melanospora*. Je me demande donc sur quels caractères MM. Prillieux et Delacroix pouvaient s'appuyer pour donner le nom d'*Isaria* aux fructifications conidiales de *Melanospora* et refuser d'appliquer le même nom à l'état correspondant de *Botrytis tenella* ;

4° Je me demande aussi comment MM. Prillieux et Delacroix ont pu déterminer *Melanospora parasitica* à la seule inspection des conidies et sans avoir vu les périthèces. La ressemblance entre les conidies de *Melanospora* et celles d'*Isaria* est si grande que de Bary et Brefeld ont pu considérer pendant quelque temps *Botrytis bassiana* comme l'état conidial de *Melanospora parasitica*.

« Cette production, dit M. Delacroix, se présentait sous l'aspect » de petites pointes aiguës *longues d'un demi-centimètre*, et » dirigées verticalement. Nous avions pensé d'abord que ce pouvait » être l'état conidial de *Melanospora parasitica* ». Les cryptogamistes qui connaissent *Melanospora parasitica* et qui savent que les périthèces de ce champignon mesurées de la base à l'extrémité du col mesurent à peine 2 mm. auront peine à comprendre cette étrange détermination.

Au surplus M. Delacroix lui-même s'est chargé de rectifier l'erreur commise par MM. Prillieux et Delacroix.

« Ayant pu, dit-il, trouver une seconde fois le même champignon, » nous nous sommes assurés que c'est un *Stilbum*, et peut-être le

(1) Voir *Botan. Zeitung*, 1869, p. 590 et p. 768.

» *Stilbum copillamentosum* de Preuss qui donne cette espèce
» comme parasite sur des Mucédinées de grande taille ».

Sachons gré à M. Delacroix de n'avoir pas persisté dans la mauvaise voie où il s'était engagé. Le *Melanospora*, qui envahit si facilement certaines Isariées, notamment la muscardine du ver à soie et l'état conidiophore de *Cordyceps militaris*, paraît se développer très rarement sur *Isaria densa*. Et à ce propos nous devons encore nous inscrire en faux contre une affirmation de M. Delacroix qui, pour justifier son erreur, s'efforce de démontrer que s'il n'a pas vu le *Melanospora* sur le champignon du ver blanc, d'autres plus heureux ont constaté l'existence de cette sphériacée parasite.

« M. Boudier, écrit-il, a vu et étudié il y a quelques années des hannetons envahis par une moisissure qu'il rapporta au *Sporotrichum densum* et sur laquelle il observa le développement de *Melanospora parasitica* » (**18**, p. 12).

Or, le 28 juin 1891, le savant mycologiste de Montmorency à qui nous avions envoyé en lui demandant son avis une culture du champignon du ver blanc nous répondait en ces termes :

« .... Je la crois identique (cette moisissure) au *Sporotrichum*
» *densum* de Link (non Fries), au *Botrytis tenella*, et très proba-
» blement au *B. bassiana*. Je l'ai cultivée quelquefois dans l'espé-
» rance d'obtenir des *Torrubia*. Je n'ai pas réussi. *Il ne s'est même*
» *pas développé de* Melanospora *que l'on trouve cependant abon-*
» *damment certaines années sur les* Isaria. Par contre, j'ai obtenu
» un *Gymnoascus* que je compte décrire prochainement et qui s'est
» développé en parasite sur cette moisissure ».

L'intéressante découverte de M. Boudier doit être rapprochée des observations antérieures de Cohn (1) et Eidam (2) qui ont signalé le *Gymnoascus Reessi* Baranetz, vivant en parasite sur des Chrysalides de *Sphinx galii* envahies par *Isaria farinosa*.

(1) Cohn. Ueber die in Schlesien beobachteten Insektentödtenden Pilze (*Bericht über Thœtigkeit d. bot. Sect. d. Schles. Gesellsch.*, *in Jahre*, 1877, p. 10-11).

(2) Eidam. *Jahresb. d. bot. Sect. d. Schles. Gesell. f. vaterl. Cultur.*, 1877, p. 117 ; *et* Beitr. z. Kenntn. d. Gymnoascen *in* Cohn *Beit. z. Biolog. d. Pflanzen*, III, 1880, p. 271.

*
* *

V. POSITION SYSTÉMATIQUE DU CHAMPIGNON.

L'Isariée parasite du hanneton a été observée pour la première fois par DITMAR et décrite par H. F. LINK dans ses *Observationes in ordines plantarum naturales* (*Mag. des amis des sc. nat.* de Berlin, t. III, 1809, p. 13) sous le nom de *Sporotrichum densum.*

Sp. densum cæspitibus globosis densissimis; floccis intertextis albis, sporidiis munutissimis. Cæspites format parvos, crassos, densissime intertextos, mollissimos. In Melolontha vulgari mortuâ invenit amicus DITMAR.

En 1816, C. G. NEES d'ESENBECK (2, p. 49, tab. 3, fig. 45), décrit et figure le même champignon qu'il a trouvé sur les insectes morts et aussi *sur des feuilles et des branches pourrissantes.* Par son épais feutrage, ses spores très petites, sa couleur d'un blanc éclatant ce cryptogame établit, dit NEES, le passage au genre suivant (*Aleurisma* LINK) : les spores sont tout à fait rondes.

Dans sa monographie du genre *Sporotrichum* publiée en 1820 (3, p. 172) LINK donne une nouvelle diagnose de *S. densum* :

S. densum cæspitibus crassis limitatis, floccis densis implicatis, sporidiis globosis minutis.

L'espèce ressemble au *S. fructigenum,* mais a des spores plus petites. Elle se trouve sur les Coléoptères et principalement sur les Hannetons. LINK ajoute en outre cette observation dont nous verrons plus loin tout l'intérêt :

« MARTIUS dit qu'il a trouvé *S. densum* sur des sirops et corps semblables, mais je crains qu'il n'ait fait confusion avec le *Penicillium glaucum* qui forme souvent un épais support au *Sporotrichum* ».

Peu après (1822), dans la *Mycologia Europæa* (4, I, p. 75) PERSOON reproduit exactement la deuxième diagnose de LINK. D'après LINK aussi il donne comme habitat : *in Melolonthis emortuis, eorum pedes et antennas præsertim obducens,* et il ajoute, d'après NEES : *etiam ad ramos.*

Persoon (*l. c.*, p. 72) dintingue sous le nom de *Racodium entomogenum* l'état végétatif du champignon : *globoso-flocculosum, niveum dein confluens* qu'il avait rencontré sur des scarabées morts et surtout sur le hanneton : Hab. *ad scarabæos diutius emortuos inter folia sicca præsertim in* Melolonthæ mayalis *elytris. Nullas sporulas vidi.*

L'éminent cryptogamiste remarque d'ailleurs en note (*l. c.*, p. 75) que le caractère purement négatif des *Racodium* n'est pas suffisant pour les séparer des *Sporotrichum* et que *favente loco et cœlo,* le *Racodium entomogenum* pourrait donner des spores, auquel cas il se confondrait avec le *S. densum* de Link.

El. Fries (*Syst. mycol.* III, 1832, p. 419) applique le nom de *Sp. densum* à une espèce bien différente de celle de Link, le *Botrytis densa* Ditmar (*Trichoderma candidum* Alb. et Schwein). Fries connaissait bien d'ailleurs le *S. densum* Link, mais avec une sagacité remarquable, il avait reconnu que cette espèce devait être séparée de l'assemblage assez confus formé par les autres *Sporotrichum* et rapprochée du groupe entomophyte des *Isaria.* Il ajoute, à la synonymie de son *S. densum* cette phrase caractéristique : *non S. densum* Link, Nees *Syst. f. 45, quod mycelio Isariarum prorsus saltem convenit.*

Il est singulier qu'aucun des nombreux auteurs qui, à partir de 1820, s'occupèrent de la Muscardine du ver à soie, définitivement reconnue comme affection cryptogamique, n'ait eu l'idée de comparer ce parasite au champignon du Hanneton. Il est curieux aussi de constater combien longtemps les indications si précises relatives au *S. densum* du *Melolontha* demeurèrent oubliées, malgré l'intérêt que pouvait présenter l'étude d'un ennemi naturel d'un des plus grands fléaux de l'agriculture.

C'est seulement en 1867, dans un mémoire important sur lequel nous reviendrons, que J. Reiset signale en Normandie une maladie parasitaire du ver blanc, maladie qu'il attribue d'une façon vague à un *Byssus.*

Vers la même époque (1869), De Bary (6) aux environs de Halle, Bail aux environs de Mewe (Prusse), signalent des épidémies cryptogamiques sur les hannetons adultes et les attribuent le premier à *Botrytis bassiana*, le second à une espèce d'*Isaria* indéter-

BIBLIOTHÈQUE BIOLOGIQUE

minée (1). Il importe de remarquer ici que Bail, dont on connaît les longues études sur les champignons parasites des insectes, déclare formellement qu'après dix ans de recherches, et après avoir examiné plus de cent exemplaires, il n'a jamais obtenu sur les insectes trouvés infestés en liberté et mis en culture le *Botrytis bassiana* ou la forme conidienne de *Cordyceps militaris* décrite par De Bary, mais seulement diverses *Isaria* à spores rondes ou allongées.

Enfin Saccardo, dans *Fungi italici* et, un peu plus tard (1886), dans *Sylloge fungorum*, décrit à nouveau l'Isariée parasite du hanneton sous le nom de *Botrytis tenella* :

B. tenella : effusa, candida, compactiuscula, hyphis fertilibus assurgentibus varie ramosis subcontinuis, hyalinis ; conidiis globulosis, minimis 1, 5, μ diam. hyalinis, interdum guttulatis subcapitulatis. In larvis et chrysalidibus Dipterorum, Selva ; in vespis, Padova, Noale (Alexich) ; *in Melolonthis in agro Tridentino* (Bresadola).

Saccardo considère *B. tenella* comme une simple variété de *B. bassiana* Balsamo. D'autre part il cite également dans le *Sylloge* le *Sporotrichum densum* de Link avec la description suivante :

S. densum : hyphis parce ramosis, hyalinis, candidis, in hyphasma crassiusculum densum constipatis ; conidiis globosis minutis.

Hab. ad insecta emortua e. g. coleoptera, vespas in umbrosis necnon ad folia carnesque mucidas in Germania, Australia.

Et il ajoute : *An affinis Botryti bassianæ ?*

L'étude attentive des documents que nous venons de résumer, jointe à celle du cryptogame lui-même, nous a conduit à admettre que le parasite du ver blanc trouvé par M. Le Moult à Céaucé, et retrouvé depuis dans un grand nombre de localités diverses, n'était autre que le *Sporotrichum densum* de Link. Sans doute les descriptions données par les anciens auteurs, sont incomplètes à bien des égards. Elles suffisent cependant pour donner de fortes présomptions en faveur de notre opinion. La plus grande partie des diagnoses a trait à la forme gazonnante (forme *Botrytis*) du champignon. Cepen-

(1) Bail indique également la présence de cet *Isaria* sur le Ver blanc.

dant nous avons vu que Fries avait déjà reconnu ses affinités avec les *Isaria* typiques.

Persoon avait également en vue les hyphasmates de la forme Isarienne lorsqu'il dit de son *Racodium*, qu'il atteint finalement un état confluent (*dein confluens*).

Saccardo est encore plus affirmatif (*hyphis in hyphasma crassiusculum densum constipatis*). Link lui-même, bien qu'il ne soit pas aussi explicite, paraît aussi avoir voulu désigner ces formes agrégées par l'expression de *cæspites crassi*.

La forme des spores pourrait sembler un obstacle à l'identification proposée par nous; tous les auteurs s'accordent, en effet, à décrire ces spores comme globuleuses Cependant, lorsqu'on a à apprécier les caractères indiqués par les anciens naturalistes, il ne faut pas les contrôler avec les moyens d'investigation dont nous disposons aujourd'hui, mais bien les juger en nous plaçant dans les conditions où se trouvaient nos prédécesseurs.

Or, avec les microscopes imparfaits du commencement du siècle et avec la précision relative, qu'on mettait à cette époque et qui suffisait alors dans les mensurations micrographiques, il n'est pas étonnant qu'on ait considéré comme sphériques des corps dont les diamètres extrêmes diffèrent à peine d'un millième de millimètre (1).

Au reste, MM. Prillieux et Delacroix n'ont pas hésité à reconnaître dans le cryptogame de Céaucé le *Botrytis tenella* de Saccardo, bien que le savant compilateur dise expressément *conidiis globulosis*.

Nous devons, dans une question de ce genre, tenir grand compte de l'habitat. Or, tout en admettant comme un fait très possible et même certain l'infestation du hanneton et de sa larve par des cryptogames de diverses sortes, l'expérience de ces dernières années, nous prouve nettement que le plus commun, et de beaucoup, est le champignon retrouvé par M. Le Moult, à Céaucé ; il serait donc extraordinaire que les anciens auteurs (Link, Nees, etc,) ne l'aient pas

(1) En outre, comme me le faisait remarquer C. Roumeguère , les conidies de *B. densa*, ovoïdes à l'état jeune, ont une tendance à s'arrondir à leur complète maturité et surtout au moment de la germination. D'autre part , Balsamo attribuait des spores ovoïdes au *B. Bassiana : floccis densis, sporulis subovatis.* (*Biblioteca italiana,* T. LXXIX, 1835).

rencontré et que tous aient observé sur le ver blanc ou le hanneton un champignon infiniment plus rare.

Il ne faut pas oublier non plus que Bail déclare n'avoir jamais trouvé le *Botrytris bassiana* (dont *B. tenella* ne serait qu'une variété) sur les insectes qu'il a recueillis naturellement infestés : « So habe ich auf den im *freien gefundenen* in Cultur genommenen bepilzten Insekten *trotz cifriger Untersuchung* niemals *Botrytis bassiana* gefunden..... sondern nur Isarien, deren Ketten entweder aus runden oder aus *længlichen* Conidien bestanden. »

De Bary a rapporté au *Botrytis bassiana* le champignon qu'il avait observé sur le ver blanc aux environs de Halle sur Saale. Mais en lisant le mémoire où il parle de ce champignon, on se convainc aisément qu'il ne l'avait pas étudié d'une façon spéciale et que son attention s'était portée principalement sur *Isaria farinosa* et sur les premiers états (forme conidienne) de *Cordyceps militaris* que Tulasne identifiait avec cette *Isaria*.

Bien que toutes ces raisons m'aient convaincu de l'identité de notre parasite avec le *Sporotrichum densum* des anciens auteurs, j'ai cru devoir consulter sur ce sujet des savants, dont l'autorité ne put être l'objet de contestation. Je sais en effet par expérience, que dans chaque groupe d'êtres vivants, il faut pour trancher ces délicates questions de spécification, un tact spécial qui ne s'acquiert que par une longue habitude. J'ai donc envoyé des vers blancs de Céaucé et des cultures à M. Bresadola, qui avait trouvé aux environs de Trente le cryptogame décrit par Saccardo, sous le nom de *B. tenella*.

L'éminent cryptogamiste voulut bien m'écrire le 10 juillet 1891 : « J'ai examiné vos spécimens et je trouve qu'ils sont identiques à » mon *Botrytis tenella*.....

» Au sujet de la littérature de ce champignon, je crois qu'il est le » véritable *Sporotrichum densum* de Link. *Jahrb*, p. 172 — Nees. » *Syst.* p. 49, tab. 3, f. 45.— Cf^r Persoon. *Myc. Europ.* I, p. 75, » trouvé aussi par ces auteurs sur *Melolontha vulgaris*. On doit » le nommer *Botryti densa* Link et changer le nom de *Botrytis* » *densa* Ditmar qui est postérieur en *Botrytis Ditmari*.....»

MM. E. Boudier, de Montmorency et C. Roumeguère, également consultés, se sont prononcés dans le même sens, dans les lettres qu'ilsm'ont écrites le 28 juin et le 16 juillet 1891.

MM. E. Boudier croit, comme Saccardo, que le *Botrytis densa*

Link (*Botrytis tenella* Sacc.) est très probablement une variété de *B. bassiana;* « je l'ai cultivé quelques fois, m'écrit-il, dans l'espérance d'obtenir des *Torrubia*, je n'ai pas réussi. Il ne s'est même pas développé de *Melanospora* cryptogame que l'on trouve cependant abondamment certaines années sur les *Isaria* Par contre, j'ai obtenu un *Gymnoascus* que je compte décrire prochainement et qui s'est développé en parasite sur cette moisissure » (1).

De toute cette discussion il ressort, ce me semble, d'une façon indubitable que le nom spécifique de *densa* doit être appliqué au champignon parasite des vers blancs de Céaucé, Presles, etc. Ce nom devrait même être conservé dans l'hypothèse, à mon avis non démontrée, où *Botrytis densa* ne serait qu'une variété du *Botrytis bassiana.* Car le nom spécifique de *Botrytis densa* date de 1809, alors que celui de *Botrytis bassiana* est de 1835. De plus la forme *B. densa* trouvée en liberté et dans les conditions climatériques normales devrait être considérée comme le type de l'espèce de préférence à la forme *B. bassiana*, qui végète surtout dans les magnaneries, sur un insecte exotique, au milieu de conditions tout à fait artificielles.

Toute cette partie bibliographique de mon travail m'a coûté beaucoup de temps et de recherches. J'en ai donné un résumé très complet dans une note parue aux *Comptes rendus de la Société de biologie* (18 juillet 1891). Quelques jours plus tard, usant d'un procédé dont l'emploi tend malheureusement à se généraliser parmi nos jeunes naturalistes, M. G. Delacroix rééditait dans le *Journal d'Agriculture pratique*, tout l'historique ci-dessus, sans indiquer où il trouvait les éléments de cette bibliographie. M. Delacroix ne s'est d'ailleurs pas donné la peine de recourir aux sources originales qu'il a citées de confiance, d'après ma note à la Société de Biologie. Certains détails en apparence insignifiants le font prendre pour ainsi dire la main dans le sac. Par exemple j'avais, d'après Saccardo, indiqué la description originale de *S. densum* comme ayant été publiée dans Link, *Observ. mycol.* I, p. 11. M. Delacroix a répété

(1) Le lecteur qui voudra bien comparer cette citation au paragraphe 4, page 12 du mémoire de M. Delacroix rappelé ci-dessus (p. 31) verra avec étonnement que ce dernier, pour les besoins de sa cause, prête à M. Boudier une opinion toute différente.

consciencieusement cette indication. Or, jamais LINK n'a publié un mémoire sous le titre *Observationes mycologicæ*. SACCARDO a voulu citer : LINK, *Observationes in ordines plantarum naturales. Dissert. prima* [*Mag. der. Gesellsch. Naturf. Fr. zu Berlin*, t. III, 1809, p. 13 (*et non*, p. 11)]. Les *Observationes mycologicæ* sont dues à E. FRIES, et ont paru beaucoup plus tard (1824-28). M. DELACROIX n'a pas lu davantage la description de NEES D'ESENBECK, puisqu'il attribue à LINK l'habitat du *Sporotrichum* sur les feuilles pourries, signalé pour la première fois par NEES.

Nulle part non plus LINK ne dit avoir trouvé ce champignon sur les guêpes.

L'ouvrage de CHR. G. NEES D'ESENBECK est intitulé *System der Pilze und Schwæmme*. Il a paru à Würzbourg en 1816. Le traité *Das System der Pilze* que M. DELACROIX cite à tort, est de TH. F.-L NEES D'ESENBECK (frère du précédent) et A. HENRY. Il a été publié à Bonn en 1837.

Dans ses articles au *Journal d'Agriculture pratique*, M. DELACROIX donne après bien d'autres, qui ont agi comme lui, un résumé des travaux de METSCHNIKOFF et de KRASSILTSCHIK sur l'*Isaria destructor*, sans indiquer le moins du monde que ce résumé est emprunté aux analyses ou traductions de mémoires publiés en russe par ces auteurs, analyses et traductions qui ont paru en 1889, dans le *Bulletin scientifique* que je dirige. C'est à cette source que MM. VIVIEN et LE MOULT ont puisé, comme ils l'ont reconnu d'ailleurs, les renseignements et les idées qu'il ont publiés depuis.

M. DELACROIX va même jusqu'à reproduire (**19**, p. 7), sans en indiquer la provenance des passages d'une lettre de KRASSILSTSCHIK adressée à moi personnellement et dont il n'a pu connaître le contenu que par une indiscrétion.

Reste à décider à quel genre *Botrytis*, *Isaria*, etc. il convient de rapporter le parasite en question. J'ai cru convenable de lui donner provisoirement le nom d'*Isaria* parce qu'il me répugnait de créer un nom nouveau pour une forme imparfaite et que, d'autre part, parmi les diagnoses de ces genres d'Hyphomycètes si mal définis, celle des *Isaria*, en raison même de ce qu'elle a de vague, me paraissait convenir le mieux à notre espèce.

D'ailleurs si le champignon du hanneton se rencontre fréquemment dans la nature à l'état d'*Isaria*, surtout lorsqu'il végète sur le ver blanc, cela n'empêche pas qu'on le trouve très souvent aussi à l'état de *Botrytis*. Cet état est même, comme nous l'avons vu, le seul qu'on obtienne dans les cultures artificielles.

Cela posé, je ne puis nullement souscrire à l'opinion suivante de M. Delacroix :

« Lorsqu'une même mucédinée présente à la fois une forme » simple à filaments isolés où les hyphes fructifères forment une » sorte de velours recouvrant la surface de substratum, un *Botrytis* » par exemple et une forme à filaments condensés *Isaria*, si l'on » veut, il est de règle en mycologie, M. Giard le sait bien, de lui » donner le nom du genre à filaments simples. C'est pourquoi nous » maintenons le nom de *Botrytis* et non celui d'*Isaria* (**19**, p. 9).

N'en déplaise à M. Delacroix, ce que je sais est exactement le contraire de ce qu'il avance. Il est d'usage en mycologie comme d'ailleurs dans toutes les branches des sciences naturelles où l'on se trouve dans la pénible nécessité de désigner un être sans en connaître toutes les phases évolutives, de choisir pour nom générique la forme la plus avancée en organisation. Par exemple, il y a encore un certain nombre de genres de Polypes hydraires dont on ne connaît pas la forme Méduse, ces genres disparaîtront dès qu'on connaîtra la forme Méduse correspondante.

Il existe tout un groupe de champignons ascomycètes entomogènes qui peuvent se présenter sous trois formes distinctes :

A. Une forme conidiale à hyphes simples qui, suivant la disposition des conidies, s'appellera *Botrytis*, *Sporotrichum*, *Acremonium*, *Penicillium*, *Sterigmatocystis*, etc., etc.

B. Une forme conidiale agrégée supérieure à la précédente et qui, suivant les cas, sera nommée *Coremium*, *Isaria*, *Stilbum*, etc.

C. Une forme ascosporée moins fréquente que les formes conidiales et inconnue chez beaucoup d'espèces. Cette forme ascosporée s'appellera *Cordyceps*, *Racemella*, *Torrubiella*, etc.

Jamais il ne viendra à l'idée d'un botaniste de désigner une espèce dont on connaîtra les formes supérieures B ou C sous le nom de la forme inférieure A. Bien que les formes *simples* d'*Isaria farinosa* et d'*I. strigosa* soient aussi abondantes que

l'état agrégé de ces champignons, c'est toujours sous le nom d'*Isaria* qu'on les désigne. C'est avec raison que Quelet a désigné sous le nom de *Stilbum Kervillei* le parasite de *Leria cæsia*, bien que ce parasite se rencontre plus souvent sous la forme *Isaria* que sous la forme *Stilbum*. C'est avec raison encore que Boudier a appelé *Torrubiella aranicida* le curieux parasite des araignées dont il a rencontré également la forme *Isaria* (*I. cuneispora*).

Dans un cas seulement il peut être préférable de retenir comme nom générique d'un champignon, celui de la forme simple ; c'est lorsque la forme agrégée n'apparaît qu'accidentellement et en quelque sorte d'une façon tératologique.

Tels sont les états *Coremium* de certains *Penicillium* et de l'*I. destructor*.

Ainsi en choisissant le nom d'*Isaria* pour désigner le parasite du hanneton, j'ai voulu simplement indiquer que ce champignon pouvait atteindre au moins le stade B, celui où les hyphes sont agrégés. Léveillé a défini en effet les *Isaria* par ces mots : *Receptaculum compositum, solidum, capitulatum vel elongatum.*

M. Delacroix objecte que la dénomination d'*Isaria* s'applique plus particulièrement à des formes dont la fructification *aérienne* prend l'apparence d'une clavule plus ou moins dressée.

Cela est parfaitement exact, mais le fait d'avoir des hyphasmates souterrains ne me paraît pas devoir entraîner la séparation d'*Isaria densa* d'avec les autres *Isaria*, pas plus que l'existence d'un rhizome au lieu d'une tige aérienne ne justifierait l'établissement d'un groupe spécial dans bien des groupes de phanérogames.

Bresadola croit que la forme de génération des conidies (*prope apicem ramulorum varie congregatis*) éloigne notre cryptogame du genre *Isaria* chez lequel les conidies naissent isolément.

A cela je répondrai qu'il n'en est pas toujours ainsi, et que les conidies ne naissent pas isolément chez la forme *Isaria* du *Cordyceps militaris* étudiée par De Bary. Les cryptogamistes emploient aussi sans hésitation le nom d'*Isaria arachnophila* Ditmar bien que cette *Isaria* soit un véritable *Sterigmatocystis* comme le remarque très justement M. Boudier.

Mais si l'on veut donner à la disposition des spores une importance plus grande que je ne l'ai fait, il faut créer pour l'*Isaria densa* un nom générique nouveau comprenant des formes à hyphas-

mates souterrains ou aériens représentant des sortes de *Botrytis* agrégés. On ne pourra en aucun cas assimiler ces formes composées à de véritables *Botrytis* simples.

Je laisse le plaisir de créer ce vocable à ceux qui passent leur existence à nommer des hyphomycètes nouveaux et à peine décrits quand leur passion du *mihi* ne les pousse pas à débaptiser pour les rebaptiser ensuite des formes depuis longtemps connues.

Il m'est impossible d'ailleurs d'admettre, avec M. Delacroix, que la production d'une forme à mycelium agrégé ne reconnaît d'autre cause qu'une adaptation à la vie souterraine ; les diverses formes conidiales agrégées que nous connaissons chez les Hypocréacés sont au contraire les manifestations épigées de ces cryptogames. Si les cultures d'*Isaria densa* faites dans un milieu aérien sur des insectes ou sur des substratum artificiels ne nous donnent que l'état simple (*Botrytis*) du champignon, cela ne prouve rien en faveur de l'opinion de M. Delacroix. J'ai réussi à obtenir de fort belles masses agrégées claviformes et colorées en jaune orangé sur les cultures artificielles d'une *Isaria* dont la forme conidiale simple d'un blanc pur ressemble beaucoup à celle d'*I. densa* (1). L'on sait aussi que De Bary a réussi à obtenir la forme *Isaria* du *Botrytis bassiana* en cultivant sur la chenille du *Gastropacha rubi* ce champignon dont on n'observe jamais sur le ver à soie que la forme gazonnante à hyphes simples.

Les conditions qui font que dans nos cultures expérimentales telle ou telle forme d'un champignon se produit à l'exclusion des autres,

(1) Cet *Isaria* que je cultive depuis plusieurs mois peut être identifié, je crois, à l'*Isaria farinosa* de Fries et de Bail (*Isaria crassa* Persoon). Tandis que les cultures d'*Isaria densa* Link ne présentent jamais, quel que soit le milieu, que la forme gazonnante (*Botrytis tenella* de certains auteurs), les cultures d'*Isaria farinosa* sur pomme de terre et sur navet donnent au bout d'une quinzaine de jours des formes agrégées, dont les principales correspondent à *I. crassa* Persoon *(crassa, stipite glabro, dilute flavescente, clava indivisa)*, à *I. velutipes* Link *(velutipes, stipite floccoso, clava integra)*, et à *I. truncata* Pers. *(truncata, clava apice indiviso dein ramuloso)*.

Les cultures sur gélatine peptonisée ne donnent qu'une forme gazonnante. La gélatine prend une teinte jaune-citron. Je partage l'opinion de Bail et je considère ces formes primitives d'*Isaria farinosa* à conidies toutes sphériques comme bien distinctes de l'état primordial de *Cordyceps militaris*, désigné également par certains cryptogamistes sous le nom d'*Isaria farinosa*.

(Giard. Sur quelques Isariées entomophytes. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 21 mai 1892).

sont beaucoup trop nombreuses et pour la plupart encore trop mal connues pour que l'on puisse attribuer à l'absence d'un seul agent (la lumière), la production des hyphasmates souterrains du parasite de ver blanc.

Nous ne sommes pas mieux renseignés d'ailleurs sur les circonstances qui déterminent l'apparition des périthèces, c'est-à-dire de l'appareil fructifère ascospore chez les Isariées entomophytes. Cependant nous possédons à cet égard une curieuse remarque de Karsten qui semblerait montrer l'influence prépondérante du climat sur la production des périthèces. L'état conidiophore de *Cordyceps militaris* est plus abondant dans le midi de la France que la forme thécigère ; c'est, paraît-il, l'inverse dans les contrées du nord et Karsten *(Mycol. Finland)*, dit n'avoir jamais rencontré l'*Isaria* dans la Finlande. La forme ascosporée est de plus beaucoup plus réduite comme taille sur les points assez rares de ces contrées où on l'observe.

En réalité le nom à donner à la première forme de l'*Isaria densa* pourrait être aussi bien *Sporotrichum densum* que *Botrytis densa*. Le nom de *Botrytis* réunit une série de formes absolument hétérogènes qui seront forcément un jour séparées les unes des autres et probablement placées dans des groupes très éloignés. Déjà bon nombre d'entre elles ont été rangées à juste titre parmi les Phycomycètes du genre *Peronospora*. Les espèces entomophytes constituent un autre ensemble naturel, peut-être même plusieurs, dont la position ne sera exactement fixée que quand on connaîtra les états ascosporés.

Bresadola nous écrit à propos de l'*Isaria densa* : « Le mode de génération des conidies *prope apicem ramulorum varie congregatis* l'éloigne du genre *Isaria* chez lequel les conidies naissent isolément ». Mais nous verrons que dans le parasite du hanneton, comme d'ailleurs dans le *Botrytis bassiana*, les conidies naissent aussi isolément d'une façon acrogène et c'est seulement postérieurement, par un processus assez curieux à observer, qu'elles prennent l'apparence de glomérules. (voir ci-dessous p. 61).

Saccardo distingue les *Botrytis* des *Sporotrichum* par les deux caractères suivants : chez les *Botrytis* les hyphes fructifères sont dressées et les conidies naissent par groupes; chez les *Sporotrichum*

les hyphes sont couchées, procombantes et les conidies naissent subsolitaires.

Nous venons de dire et nous démontrons ci-après (p. 61) que le caractère différentiel tiré de la naissance des conidies n'a aucune valeur. Nous ne pouvons en attribuer non plus aucune à la direction des hyphes qui, à l'état jeune, sont dressées également chez l'*Isaria densa*, la position couchée s'accentuant de plus en plus avec l'âge du champignon.

D'ailleurs une autre espèce, le *Sporotrichum globuliferum* Spegazzini, qui vit aussi sur les insectes et que nous avons cultivée (1), présente absolument tous les caractères génériques du parasite du hanneton. Si pour l'établissement de divisions naturelles parmi les formes simples de Mucédinées, on attache une importance prépondérante, non pas aux caractères végétatifs des hyphes, mais au mode de naissance et à l'organisation de l'appareil fructifère, on sera conduit à séparer des autres dans le capharnaum du genre *Botrytis*, un certain nombre d'espèces présentant des conidies à développement acrogène situées à maturité sur des rachis en zigzag rétractés en glomérules. Cet ensemble pour lequel se pourra garder soit le nom ancien de *Sporotrichum* en en précisant le sens, soit créer une désignation nouvelle, comprendra les *Sporotrichum densum* Link, *bassianum* (Bals), *globuliferum* Speg. et sans doute un certain nombre d'autres.

Les états agrégés de ces formes simples pourront être appelés *Isaria*, mais le mot *Isaria* ne désigne pas un mode particulier de fructification. En d'autres termes, on pourra dire qu'il existe des *Isaria* de *Sporotrichum* comme il existe des *Isaria* de *Verticillium*, (la forme Isarienne de *Cordyceps militaris* par exemple), des *Isaria* de *Sterigmatocystes* (l'*Isaria arachnophila* Ditim., par exemple), des *Isaria* de *Spicaria* (l'*Isaria farinosa*), etc., etc.

En résumé nous proposerons pour le champignon du ver blanc la synonymie suivante :

(1) Giard. Sur quelques Isariées entomophytes. *C. R. des séances de la Société de Biologie*, 21 mai 1892.

Isaria densa (LINK) FRIES.

1809. *Sporotrichum densum* H. F. LINK, Observationes in ordines, etc., p. 13.
1817. *Sporotrichum densum Link* C. G. NEES VON ESENBECK, Das System der Pilze und Schwämme, p. 49, Taf. III, fig. 45, C.
1820. *Sporotrichum densum* H. F. LINK, Ueber die Gattung *Sporotrichum* (*Jahrbüch d. Gewæchskunde*, T. I, p. 72).
1832. *Racodium entomogenum* PERSONN, Mycologia Europæa, I, p. 72. (L'état immature sans spores).
1822. *Sporotrichum densum* PERSOON, Mycologia Europæa, I, p. 75.
1832. *Isaria densa* FRIES, Syst. mycol., III, p. 419. (non *Bodrytis densa*, FR.)
1867. *Byssus* sp. J. REISET, Mémoire sur les dommages causés à l'agriculture par le hanneton et sa larve ; mesures à prendre pour la destruction de cet insecte, *C. R. de l'Acad. d. Sc.*, 30 déc.
1869. *Botrytis Bassiana* DE BARY, Zur Kentniss Insektentödtender Pilze, *Botan. Zeitung*, n° 37, p. 603.
1869. *Isaria* sp. BAIL, *Botanische Zeitung*, n° 42, p. 711.
1869. *Isaria* sp. BAIL, Ueber Pilzepizootien der Forstverheerenden Raupen, Danzig, p. 6.
1884. *Botrytis bassiana* var. *tenella* SACCARDO, Fungi italici.
1886. *Botrytis bassiana* var. *tenella* SACCARDO, Sylloge fungorum, Hyphomycetes.
1886. *Sporotrichum densum* LINK, SACCARDO, Sylloge fungorum, Hyphomycetes.
1891. *Isaria* sp. A. GIARD, Sur un *Isaria* parasite du Ver blanc (*Soc. de Biologie*, 11 avril.
1891. *Botrytis tenella* PRILLIEUX et DELACROIX, Le champignon parasite de la larve du hanneton. *C. R. de l'Acad.*, 11 mai.
1891. *Isaria densa* LINK, GIARD, Nouvelles recherches, etc. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 18 juillet.

Habitat. — Nous avons indiqué ci-dessus les divers habitats européens de l'*Isaria densa*. SACCARDO le signale aussi en Australie sous le nom de *Sporotrichum densum*. D'après R. THAXTER, le cryptogame existerait aussi en Amérique sur des Hyménoptères et des Lépidoptères d'espèces indéterminées et sur *Lachnosterna fusca* FRÖHL (1).

(1) W.-G. FARLOW and A. B. SEYMOUR. A provisional Host-index of the fungi of the United States, 1891, p. 180-181. Le *Lachnosterna fusca* FRÖHL est une espèce collective dont les sous-espèces, *L. arcuata*, *L. dubia*, *L. hirticula* etc., ont des larves difficiles à distinguer entre elles et désignées en Amérique sous le nom commun de *White Grubs*.

Comme conclusion de cette longue discussion rendue nécessaire pour dissiper les confusions introduites, comme à plaisir, dans ce sujet difficile, par l'ignorance ou la mauvaise foi de certains naturalistes, nous croyons pouvoir dire : le champignon qui attaque le plus généralement le hanneton dans une vaste étendue de l'habitat de ce coléoptère est un Ascomycète (peut-être une Hypocréacée) dont nous connaissons seulement, jusqu'à présent, les états conidiophores, soit sous la forme simple botrytioïde, soit sous une forme agrégée se rapprochant beaucoup des *Isaria*. Ce champignon doit provisoirement porter le nom d'*Isaria densa* Link en vertu des lois qui régissent la nomenclature des êtres organisés.

*
* *

VI. AUTRES CHAMPIGNONS PARASITES DES HANNETONS.

Bien que M. E. Blanchard ait dit du *Melolontha vulgaris* qu'on ne lui connaît pas de parasites, il nous est facile de citer, en dehors de l'*Isaria densa* et sans rappeler les parasites animaux dont nous avons parlé ci-dessus, un certain nombre de cryptogames qui infestent plus ou moins fréquemment ce coléoptère ou d'autres espèces appartenant à des genres de Scarabeides excessivement voisins.

Isaria bassiana (Bals). — Nous avons vu que cette espèce, très voisine de l'*Isaria densa*, et se présentant comme ce dernier le plus souvent sous la forme conidienne simple, avait été signalée par De Bary comme produisant des épidémies sur le ver blanc aux environs de Halle-sur-Saal. Nous avons indiqué ci-dessus les raisons pour lesquelles nous supposons que, dans cette observation, il s'agit plutôt de l'*Isaria densa*. M. Delacroix, qui n'est pas éloigné de partager notre opinion sur ce point (**19**, p. 8), croit, au contraire, sans justifier cette affirmation, que les anciens auteurs Link, Nees, etc., et parmi les observateurs modernes M. Boudier, n'ont eu sous les yeux que des *Melolontha* infestés par le *B. bassiana*.

Lui-même aurait reçu de M. Graziani, préparateur à l'École de pharmacie, un hanneton (à l'état parfait) envahi par un cryptogame qui ne serait autre que le *B. bassiana*. M. Delacroix appuie cette détermination sur la forme des spores, mais nous avons vu combien ce caractère peut être difficile à apprécier dans certains cas et l'impossibilité qu'il y a de s'en servir pour distinguer spécifiquement *B. bassiana* et *B. densa* ou *tenella*. Il en est de même, comme nous le verrons plus loin, pour le caractère tiré de la coloration du substratum.

Cordyceps militaris Linn. — Cette belle espèce a été signalée comme parasite sur le hanneton à l'état adulte par Roumeguère (1) (département de l'Aude) et par Briard au bois de Bailly (Aube) (2). Mais, dans ces deux cas, il s'agit d'exemplaires uniques qui n'ont pas été étudiés de près et l'on peut se demander s'il s'agit bien du *Cordyceps militaris* et si la forme thécigère observée ne serait pas l'état ascophore encore inconnu de l'*Isaria densa*; l'habitat ordinaire de *C. militaris* est, en effet, les chenilles de Bombyciens du genre *Gastropacha*

Cordyceps entomorrhiza Dicks. — M. Boudier m'écrit qu'il a trouvé à Presles (Seine-et-Oise) le *C. entomorrhiza* sur une larve de hanneton. Il avait eu l'idée d'infester des vers blancs avec les spores de ce *Cordyceps*. Malheureusement, cette expérience, dont le résultat eût été si important à connaître, a été brutalement interrompue par la maladresse d'un jardinier. L'observation de M. Boudier est d'autant plus intéressante que le territoire de Presles est une des localités où les vers blancs momifiés par l'*Isaria densa* sont excessivement abondants. Cette circonstance nous porte à penser que la Sphériacée recueillie par M. Boudier est peut-être l'état parfait de notre *Isaria*. Et, comme d'autre part le *Cordyceps entomorrhiza* se rencontre ordinairement surles Carabiques, il est permis de se poser cette question : Le *Cordyceps* de Presles ne serait-il pas une forme

(1) Roumeguère. Les sphériacées entomogènes (*Revue mycologique*, T. 6, 1884 p. 150, note 1).

(2) Briard. Florule cryptogamique de l'Aube, 1888, p. 339.

globuleuse de l'espèce hypothétique des hannetons, parallèle à la variété *sphœrocephala* Kze et Schm. du *C. militaris* et par suite facile à confondre avec le *C. entomorrhiza* ?

Je dois dire cependant que le *C. entomorrhiza* a été signalé aussi par Roumeguère et Fourcade sur le petit hanneton d'été (*Rhizotrogus solstitialis* Fab.) à Super-Bagnères (1).

Cordyceps melolonthæ Tul. — Dès 1769, Fougeroux de Bondaroy a signalé et décrit une Sphériacée parasite de la larve d'un hanneton de la Pensylvanie (Amérique du Nord). Ce champignon fut revu par Cist (1824) et nommé plus tard par Tulasne *Cordyceps melolonthae*. Il a été réétudié depuis par de nombreux naturalistes : Burrill, Kirtland, Mitchill, Walsh, Zabriskie, etc. En 1875, Riley l'a considéré comme nouveau et l'a rebaptisé *Torrubia elongata* (2). C'est par erreur que Krassilstschik et quelques auteurs modernes ont cité cette espèce comme parasite de *Melolontha vulgaris* Fab. (3). C'est par erreur également que Sorokine lui attribue pour substratum le *Melolontha* (*Polyphylla*) *fullo* (4). Ni l'un ni l'autre de ces coléoptères ne se rencontre en Amérique. Le *C. melolonthae* infeste, en réalité, les diverses espèces de hannetons du genre *Lachnosterna* (Rhizotrogides) et en particulier le *Lachnosterna fusca* dont les larves sont connues aux États-Unis sous le nom de vers blancs (*white grub*). D'après Gray il vivrait aussi sur la larve d'*Ancylonicha puncticollis*.

Peut-être faudra-t-il rapprocher le *C. melolonthae* du *C. Ravenelii* Berk. et Curt., parasite des larves d'*Ancylonycha* (*Rhizotrogus*) dans la Caroline du Sud (Ravenel), le Texas (C. Wright) et l'Alaqama (Hagen).

Il existe une regrettable confusion entre ces *Cordyceps* parasites des Lamellicornes et quelques autres espèces parasites des cigales (*C. Miquelii* Tul., *C. sobolifera* Hill, *C. cæspitosa* Tul.). Sorokine

(1) Roumeguère, *l. cit.*, p. 151.

(2) D'après Thaxter (*Host-index*, p. 181) *T. elongata* Riley serait plutôt synonyme d'une espèce voisine *C. Ravenelii* Berk et Curt.

(3) Krassilstschik. *De insectorum morbis*, etc. (en russe), Société des naturalistes d'Odessa, 1886, p. 124.

(4) Sorokine. Champignons parasites, etc. (en russe), T. II, 1883, p. 388.

a même proposé de réunir ces diverses espèces au *C. melolonthae* sous le nom de *Cordyceps sobolifera* Hill. (*l. c.*, p. 338). Mais, d'après nos recherches personnelles sur certaines de ces formes, cette manière de voir ne peut être acceptée complètement (1).

Quant au *Cordyceps Barnesii* Thw. trouvé sur des larves de Mélolonthides à Ceylan (Berkeley) et à Paradeniya (Beccari) il est moins bien connu que les formes précédentes, mais il paraît constituer cependant une espèce distincte.

Isaria destructor Metschn. — Ce champignon, dont on ne connaît pas encore la forme ascophore, a été trouvé sur l'*Anisoplia austriaca* Herbst (hanneton des blés) dans la Russie méridionale par E. Metschnikoff, Cienkowsky, Stepanoff, Porchinsky, Védialme. etc. Il infeste les œufs, la larve, la pupe et l'insecte parfait. On l'a trouvé aussi dans la même région sur de nombreux insectes de groupes différents (*Cleonus* de la betterave, etc.).

Les succès obtenus en Russie par la culture de ce champignon et son emploi contre les insectes nuisibles sont de nature à encourager les tentatives qu'on pourra faire pour l'introduire en France.

Grognot (2) a signalé l'*Isaria eleutheratorum* Nees sur *Lucanus cervus*, mais comme cette *Isaria* est généralement parasite des Carabiques, on doit accueillir avec réserve cette détermination.

Lycogala fragilis. Holm. — Il est très difficile de décider ce que peut être le champignon décrit sous ce nom par Holm (*Acta Hafn*, 1781, p. 258, fig. 5). Ce cryptogame a été trouvé sur un cadavre de *Melolontha vulgaris* brisé et en partie décomposé. Il envahissait les côtés du corps et les pattes, formait de petites taches arrondies. Ce n'est certainement pas un *Lycogala*. Cooke, pense que ce pourrait être un *Laboulbenia* ou même *Leocarpus*

(1) Ce n'est pas le lieu de discuter ici cette question difficile : nous tenons cependant à remercier dès aujourd'hui notre collègue A. Théry, de la Société entomologique de France, qui a bien voulu mettre à notre disposition des types exotiques fort rares de Sphériacées entomophytes.

(2) Catalogue des cryptogames de Saône-et-Loire, 1863.

vernicosus. La première de ces suppositions me paraît tout à fait invraisemblable.

Enfin LEIDY, dans un travail que je n'ai pu consulter, indique, dès 1851, l'existence d'un champignon parasite des larves des Lamellicornes (1).

Comme on le voit, tous ces champignons sont loin d'être connus sous leurs divers états et l'énumération précédente justifiera, je pense, les réserves que j'ai faites relativement à la détermination spécifique définitive du parasite du ver blanc étudié dans ce travail.

Bactériacées. — KRASSILSTSCHIK a récemment découvert en Bessarabie deux bactéries parasites du ver blanc et des larves d'autres Lamellicornes nuisibles (*Anisoplia*, *Rhizotrogus solstitialis*, Cétoines) (2).

La première (*Bacillus septicus insectorum* KRASS.) vit dans le sang de la larve vivante et finit par amener la mort de l'insecte. Le cadavre prend une teinte rouge sombre et un aspect peu ferme rappelant celui des vers à soie morts de la *flacherie*. Le bacille est cependant différent de celui de la flacherie. Dans un tube de gélatine à culture, le bacille de la flacherie se développe le long de la piqûre en un fil ténu avec de fines irradiations. Il n'y a pas liquéfaction de la gélatine qui finit par être couverte par le bacille dans toute sa surface. Le nouveau microbe, au contraire, liquéfie la gélatine et il forme un creux en entonnoir à la partie supérieure de la piqûre. Au-dessous se trouve un canal étroit rempli de gélatine liquéfiée avec spores. Le liquide noircit et pue. L'étude des larves montre que le bacille se développe dans le sang seulement. Il tue l'insecte deux ou trois fois plus vite que la muscardine verte (*Isaria destructor*). En augmentant sa virulence le tant pour cent de mortalité augmente. Le microbe ne s'inocule pas au seul contact, il faut qu'il y ait érosion de la peau de l'insecte.

Le second bacille, *Bacillus tracheitis sive graphitosis* KRASS. (3),

(1) LEIDY. *Proc. Acad. nat. sci. Philadelphia*, 1851, v. 5, p. 235.

(2) KRASSILSTSCHIK (*Ki voprossu obi oulouchenié sposo boviboribi ci vrednimi nasikonimi*). Contribution à la question de l'amélioration des moyens de lutte contre les insectes nuisibles (Gazette agricole, nos 22-27, 1892). Je dois l'analyse de ce travail, publié en russe, à l'obligeance de Mme P. BONNIER, à qui j'adresse ici tous mes remerciements.

(3) Le latin de KRASSILSTSCHIK a toujours quelque chose d'original ; il faut lire sans doute *graphitosus* et *tracheïtus* ? ?

a une action différente et plus prompte. Les mouvements de la larve se ralentissent, les pattes deviennent rouge sombre ou pourpre. Autour des stigmates, la chitine se colore en une teinte rappelant le graphite poli ; le reste garde jusqu'à la mort la couleur naturelle. Le bacille remplit le système circulatoire jusqu'aux capillaires, mais disparaît du sang avant la mort, envahissant les corps graisseux et les canaux de Malpighi. Près des stigmates se forment des masses amorphes noires remplissant les trachées d'une sorte de boue, d'où la coloration indiquée. Après la mort, la larve prend une teinte gris d'acier foncé et devient flasque. A son maximum de virulence, ce microbe tue, en deux ou trois jours et souvent même plus vite, les plus grosses larves des Hannetons, *Rhizotrogus*, Cétoines, etc. Avec ce virus exalté, les larves égratignées témoignent, dès l'inoculation, des souffrances visibles et sont vouées à une mort certaine. Au point de vue pratique, ce bacille est trois fois plus intéressant que l'autre. Krassilstschik a fait des séries d'inoculation en opérant sur des séries de six larves à la fois : la première larve morte servait à inoculer les six larves du lot suivant. On augmente ainsi la virulence des microbes ; en désignant par A le taux pour cent d'insectes qui meurent ; par B la quantité d'heures qui s'écoulent entre l'infection et la mort, le coefficient de nocivité C sera proportionnel à A et inversement proportionnel à B $\left(C = K \frac{A}{B}\right)$.

Quatre moments ont une influence sur C :

1° L'état biologique de l'insecte ; pendant la mue et la métamorphose, le coefficient de nocivité diminue sensiblement ;

2° Le moment où le virus a été pris sur l'insecte infesté ; avant la mort le virus est faible, une demi-heure avant la mort il devient plus actif. Le maximum de virulence est atteint trois heures et demie après la mort ; plus tard il y a diminution ;

3° Le nombre de passages du virus : C augmente avec le nombre d'inoculations successives. Après trente passages, en prenant toujours le premier insecte mort de chaque série de six, on réussit à tripler le coefficient ;

4° L'âge de l'insecte ; les larves jeunes sont plus sensibles que les adultes. Les larves des diverses espèces de Lamellicornes réagissent

aussi différemment. On peut augmenter la virulence en faisant passer d'abord le bacille par un insecte plus résistant.

La virulence du bacille se conserve pendant un an au moins. Les larves vaccinées par un virus faible sont tuées cependant par le virus exalté. Le mélange des deux bactéries produit une maladie à caractères mixtes. On les trouve d'ailleurs constamment mélangés dans la nature ; parfois cependant, mais très rarement le *B. graphitosus* se rencontre à l'état pur.

Ces expériences de Krassilstschik sont certainement très intéressantes, et cependant je n'ose espérer que l'on puisse tirer parti de ces découvertes au point de vue pratique avant longtemps encore.

Il faut remarquer d'abord que toutes les expériences de Krassilstschik ont été faites par inoculation et non par infestation au contact. Or, bien que les blessures soient certainement fréquentes chez des larves à vie souterraine dont le corps mou se heurte à chaque instant contre des objets étrangers et est exposé aux morsures d'une foule d'animaux carnassiers, il n'en est pas moins évident que l'on doit donner la préférence dans les essais de ce genre aux parasites qui peuvent se frayer un chemin même à travers des téguments sains et à ce point de vue les *Isaria* l'emportent sur les Bactéries étudiées par Krassilstschik.

En outre, on ne peut attendre des cultivateurs qu'ils procèdent eux-mêmes à toutes les opérations préliminaires nécessaires pour amener le microbe au degré de virulence qu'il doit avoir si l'on veut obtenir un bon résultat pratique. L'emploi des bactéries exigerait donc préalablement l'organisation d'un service spécial organisé par des hommes déjà au courant des questions microbiologiques. Certes, je considère comme une nécessité qui s'imposera tôt ou tard, la la création d'un pareil service, mais, je le crains, nous sommes encore loin du jour où les divers gouvernements des nations civilisées partageront nos convictions à cet égard.

Que si quelque biologiste voulait cependant s'engager dans la voie ouverte par Krassilstschick, je puis lui donner l'assurance que nous possédons en France au moins l'un des deux bacilles décrits par le naturaliste russe. Au mois de mai 1891 un très sagace observateur dont nous regrettons la mort récente, M. Monard, pharmacien à Guise (Aisne), nous envoyait des vers blancs recueillis aux environs de cette localité et qui présentaient exactement les

symptômes de l'infestation par le *Bacillus graphitosus*. Le nom donné à ce microbe par KRASSILSTSCHIK est admirablement choisi. Il semble en effet que les larves examinées au moment de la mort ou quelques heures après aient été frottées à la mine de plomb. Malheureusement la plupart de ces larves étaient mortes et envahies par les bactéries ordinaires de la putréfaction au moment où nous les avons reçues et il nous a été impossible d'obtenir des cultures pures du bacille insecticide.

Nous devons dire aussi qu'antérieurement aux recherches de KRASSILSTSCHIK des tentatives d'emploi des Bactéries insecticides contre divers insectes nuisibles ont été faites par S. A. FORBES (1) et par HOFMANN (2) et qu'il y aurait lieu de tenir grand compte des résultats acquis par ces deux éminents biologistes.

*
* *

VII. CULTURES ARTIFICIELLES.

Contrairement à ce qui a lieu pour les Entomophthorées, les cultures d'Isariées réussissent sans difficulté sur les milieux nutritifs artificiels les plus divers. L'*Isaria densa*, en particulier, se cultive très facilement sur gélatine ou sur agar au bouillon de veau ou au bouillon de cheval, sur le moût de bière, la solution de crottin de cheval, etc. La pomme de terre, le navet, la carotte, la viande stérilisée constituent aussi d'excellents substratums. Les cultures peuvent être faites sur plaque ou dans des tubes ordinaires stérilisés : mais il est préférable d'employer les tubes ROUX avec réservoir d'eau à la partie inférieure. A défaut de ces tubes, on pourra placer les cultures en chambre humide pour activer la végétation et empêcher le desséchement. La température la plus favorable à la production des spores est de 15 à 20 degrés.

On peut ajouter au substratum un peu de sucre ou de glycérine comme l'ont conseillé MM. PRILLIEUX et DELACROIX, ou une solution étendue d'un phosphate soluble.

(1) S.-A. FORBES. Studies on the contagious diseases of Insects. (*Bulletin of the Illinois state laboratory of natural history*, vol. II, 1886).

(2) HOFMANN. Die Schlaffsucht (*Flacherie*) der Nonne (*Liparis monacha*) nebst einem Anhang : Vortrag über Insektentödtende Pilze. Frankfurt-a.-M., 1891.

En tous cas il est indispensable que le milieu de culture ait une réaction acide. On empêche ainsi le développement des bactéries, et d'autre part les acides organiques fournissent un aliment utile aux Isariées. Enfin il est utile de placer les cultures à l'obscurité de façon à se rapprocher des conditions naturelles dans lesquelles végète le cryptogame.

Étude macroscopique des cultures en plaques et en tubes. — Une culture sur plaque ensemencée par piqûre et examinée à la loupe présente au bout de six à huit jours l'aspect représenté Pl. II, fig. 1. Au centre un petit monticule d'un blanc pur d'où partent en rayonnant de nombreux filaments rampant à la surface du substratum. Celui-ci (agar et surtout gélatine peptone) est vivement coloré au-dessous et au pourtour de la culture par une teinte d'un rouge plus ou moins vif suivant la composition du milieu nourricier et aussi, comme nous le verrons, suivant la provenance des spores ensemencées.

Les figures 2 et 3 (Pl. II), peintes d'après nature, représentent en grandeur naturelle deux cultures âgées de douze à quinze jours et faites l'une sur gélatine fortement peptonisée (fig. 2), l'autre sur pomme de terre (fig. 3). On voit que la coloration en rouge très intense sur la gélatine est seulement violacée sur la pomme de terre.

Ce phénomène de coloration n'est pas spécial à l'*Isaria densa*. On le retrouve avec plus ou moins d'intensité sur les cultures d'autres Isariées et notamment sur les cultures de la muscardine du ver à soie (*Botrytis bassiana* Bals). Schutz et Mégnin ont signalé également la couleur rouge groseille des cultures du champignon qui cause la teigne de la crête des poules (*Epidermophyton gallinae* Megnin). Or, les recherches récentes de Sabouraud tendent à démontrer que cette teigne et celles qui causent diverses affections trichophytiques chez l'homme, le cheval, le veau, le chien, le cobaye, sont dues à des cryptogames de la famille des Isariées, plus ou moins voisins de celui de la muscardine (1).

La substance colorante des cultures est soluble dans l'eau à laquelle elle communique une teinte lilas (cultures sur pomme de terre) ou groseille (cultures sur gélatine).

(1) *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 26 décembre 1892.

Grâce au concours de M. Abraham, agrégé-préparateur de physique à l'École normale supérieure, j'ai pu faire un examen physique sommaire de cette matière colorante.

La lumière transmise par la gélatine colorée examinée au spectroscope a donné :

1° A l'état pur, sur un centimètre d'épaisseur, un spectre continu dans la partie A à C est très vive, le reste très pâle ; pas de bandes ni de raies ;

2° Dans un tube de 42 centimètres, contenant environ 1 centimètre cube et demi de gélatine colorée étendue d'eau distillée : un spectre réduit à la portion A C du spectre solaire et d'un rouge pur sans bandes ni raies.

La coloration s'atténue sur les vieilles cultures exposées à la lumière en une teinte d'un mauve sale.

Toutes choses égales d'ailleurs, après un certain nombre de générations (5 à 7) sur gélatine ou sur pomme de terre, la coloration des cultures diminue et même finit par disparaître et nous verrons qu'à cette disparition correspond une diminution considérable de la virulence du champignon (1).

Cette constatation a donc une grande importance pratique puisqu'elle nous permet de mesurer en quelque sorte, par une expérience très simple, l'efficacité probable des spores. Elle a aussi un intérêt théorique considérable. Elle nous montre, en effet, qu'on ne peut tenir nul compte du caractère différentiel tiré de la couleur pour distinguer les *S. densa* et *S. bassiana*. Les deux champignons peuvent, en effet, suivant les circonstances, donner des cultures soit colorées, soit incolores.

Souvent les cultures sur gélatine examinées par la face inférieure présentent une surface ravinée, mais je crois que cet aspect est dû surtout à des bactéries introduites accidentellement et qui liquéfient légèrement la gélatine, sans toutefois empêcher le développement de l'*Isaria*.

Celui-ci marche avec une grande rapidité et bientôt toute la surface du substratum est recouverte d'un épais velours blanc

(1) Par ce mot de virulence, j'entends, dans le cas actuel, la propriété que possède le cryptogame d'infester plus ou moins facilement les êtres vivants. La virulence se perd donc au moment où le champignon cesse d'être à la fois parasite et saprophyte pour devenir *uniquement* saprophyte.

identique à celui que nous avons observé sur les momies placées en hambre humide.

Jamais nous n'avons pu obtenir dans les cultures la forme agrégée (forme *Isaria*) que nous avons décrite et figurée sur les momies placées dans certaines conditions. Nous avons, dans ce but, varié de bien des façons les milieux de culture, mais malgré tous nos efforts, le champignon ne nous a jamais donné sur les milieux artificiels que la forme simple *Botrytis* ou *Sporotrichum*.

Ce résultat négatif est d'autant plus surprenant que la forme agrégée s'obtient très facilement dans les cultures d'une Isariée entomophyte voisine d'*Isaria densa* et sans doute identique à l'*Isaria farinosa* de Fries et de Bail (*Isaria crassa* Persoon) (1). Les cultures de cette Isariée sur pomme de terre et sur navet donnent au bout de deux ou trois semaines de fort belles formes agrégées, aux clavules teintées parfois d'une nuance fauve et dont les principales variétés correspondent à *I. crassa* Persoon (*crassa, stipite glabro, dilute flavescente, clavâ indivisâ*) à *I. velutina* Link (*velutipes, stipite floccoso, clava integra*) et à *I. truncata* Persoon (*truncata, clavâ apice indiviso, dein ramuloso*) (2).

Un pareil exemple prouve combien il convient d'être circonspect dans les déductions que l'on peut tirer de la présence ou de l'absence d'une forme déterminée dans les cultures de laboratoire.

De cette prudence vulgaire M. Delacroix a manqué complètement, lorsqu'il dit : « La production d'une forme à mycelium agrégé *ne reconnaît pas d'autre cause qu'une adaptation à la vie souterraine*. Effectivement lorsque le *Botrytis* végète à la lumière, soit qu'on se dispense d'enterrer le ver blanc infecté et qu'on le place sous cloche sur la terre humide, soit qu'on cultive le champignon

(1) Cette Isariée présente des chapelets de conidies *toutes* sphériques ; elle diffère donc de l'état primordial de *Cordyceps militaris* désigné également par certains cryptogamistes (Tulasne, etc.) sous le nom d'*Isaria farinosa*.

(2) Ces cultures d'*I. farinosa*, bien que parfaitement identiques entre elles, provenaient de deux sources très différentes : les unes venaient de larves de Tenthrèdes (*Lyda hypotrophica*, recueillies à Eberswald (Brandebourg), par le Dr Eckstein, et qui m'ont été envoyées par le Dr Hofmann, de Ratisbonne ; les autres ont été ensemencées avec des spores prises sur les larves de *Bibio marci*, recueillies à Presles (Seine-et-Oise), où ces larves étaient tuées en grand nombre par l'*Isaria*. Dans un cas comme dans l'autre, le champignon à l'état naturel végétait sous la forme simple gazonnante. Les cultures sur gélatine peptone ne m'ont aussi donné que cette forme simple. La gélatine prend une teinte jaune-citron. Une *Isaria* très voisine, sinon identique, m'a été envoyée par M. L. Carpentier, d'Amiens : elle infestait une *Psyche* (voir Pl. II, fig. 4)

sur un hanneton ou tout autre insecte dans un milieu aérien ou bien et toujours à la lumière sur un milieu de culture stérilisé, dans ces conditions on observe toujours une forme à filaments isolés, un *Botrytis* bien caractérisé. Que si dans un des trois cas que je viens d'énumérer on soustrait à la lumière, en l'enfouissant dans le sol, cette forme *Botrytis*, on ne tarde pas à voir apparaître la forme agrégée » (**19**, p. 9).

Ainsi la même cause (la lumière) qui empêcherait la production des hyphasmates et de la forme agrégée chez *I. densa* favoriserait la production de cette forme chez *I. farinosa!* J'ai constaté, en effet, que l'*I. farinosa* se développe beaucoup mieux et donne surtout ses clavules isariennes quand on la cultive à la lumière. Mais il y a plus : on peut démontrer que la nature du sol exerce une action prépondérante sur la production de la forme agrégée chez *Isaria densa*. Car, même à l'obscurité, *si elle n'est pas enfouie dans le sol*, cette espèce ne donne jamais d'hyphasmates et, même enfouie dans le sol, elle n'en produit pas davantage si le sol est sablonneux.

Suivant la composition du substratum, le degré d'humidité, la température, etc., les spores de l'*Isaria densa* apparaissent plus ou moins rapidement et en plus ou moins grande quantité. Au bout d'un certain temps, lorsque le milieu est épuisé, même dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, les hyphes fructifères se fanent et s'affaissent, les spores forment alors une couche pulvérulente d'un blanc qui cesse d'être pur pour prendre une teinte jaunâtre. A l'aspect neigeux, cotonneux du champignon succède un aspect mat et opaque.

Les spores gardent longtemps leur puissance germinative (contrairement encore à ce qui a lieu pour les conidies des Entomophthorées). Une vieille culture datant du mois d'octobre 1890 m'a servi le 27 mars 1891 à l'ensemencement des tubes qui ont donné des touffes très vigoureuses d'*Isaria*. J'ai même pu obtenir des cultures avec des spores sèches recueillies sur des plaques ensemencées l'année précédente.

Le meilleur procédé pour assurer la conservation des spores est de les placer à l'abri de la lumière et de l'humidité. Aussi doit-on éviter de les mélanger, comme cela a été fait quelquefois, avec des substances hygrométriques.

Une particularité intéressante, et que j'ai signalée dès le début

de mes recherches, est la facilité avec laquelle l'*Isaria densa* triomphe dans les cultures artificielles de la plupart des mucédinées qui peuvent apparaître comme impuretés dans les récipients. Seul le *Penicillium glaucum* peut lutter parfois avec avantage. Encore finit-il souvent par être lui-même envahi par l'*Isaria*, comme nous l'avons vu dans les cultures faites sur une vaste échelle à l'usine de Javelle par la Société des produits chimiques. Il est intéressant de rappeler que Link avait déjà signalé (3 p. 172) la propriété qu'a le *Sporotrichum densum* de végéter sur un épais tapis de *Penicillium glaucum* (voir ci-dessus, p. 32).

Étude micrographique des cultures en plaques et en tubes. — Les cultures en plaques et en tubes nous permettent de vérifier l'étude du champignon entreprise sur les momies : elles nous donnent surtout la certitude que les états observés appartiennent bien à une seule et même espèce de cryptogame. Mais, ainsi qu'on peut le déduire de ce qui précède, ces cultures seraient insuffisantes pour une étude complète du parasite du hanneton puisqu'elles ne nous fournissent jamais ni la forme sclérote ni la forme agrégée.

Cultures en cellules. — Les cultures en cellules sont indispensables pour se rendre compte sous le microscope de ce qui se passe dans les premières phases de l'évolution du cryptogame et pour comprendre les premiers phénomènes de l'infestation chez les insectes vivants.

Nous avons employé les cellules de Van Tieghem en plaçant sous la lame mince soit une goutte d'eau distillée avec des traces de glycérine, soit un mélange d'eau distillée et de sang d'insecte.

Les spores ensemencées dans ces liquides ne tardent pas à se gonfler et à perdre leur forme ovoïde pour devenir à peu près sphériques. Je ne pense pas que le spore en germant perde sa membrane. Certaines images donnent bien cette apparence mais je crois qu'il s'agit dans ces cas de l'apposition d'une spore non germée à une spore en germination (fig. 1 *a s* et *o s*).

Le premier filament mycélien naît en général à l'une des extrémités du grand axe de la spore et ne tarde pas à se bifurquer (fig. 1, *b*). Parfois même cette bifurcation se fait d'une façon très précoce ;

en tout cas, elle se produit constamment avant que l'on puisse constater l'existence de cloisons délimitant des cellules distinctes. Parfois, mais le cas est assez rare, la spore germe par les deux extrémités de son grand axe, mais alors l'un des deux tubes mycéliens l'emporte de beaucoup sur l'autre qui demeure rudimentaire.

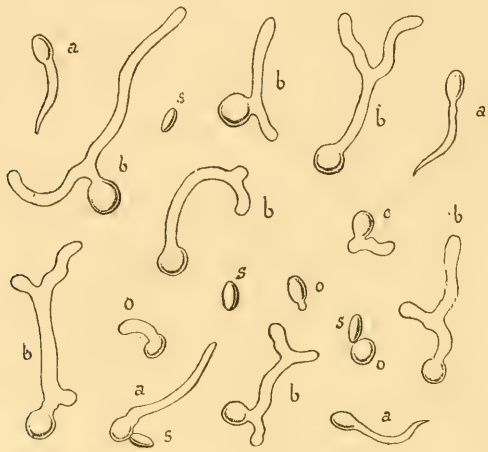


Fig. 1. — Spores à divers états de germination.

s, spores non germées ; *o*, spores au début de la germination ; *a*, formation du premier tube mycélial ; *b*, premières bifurcations du mycelium.

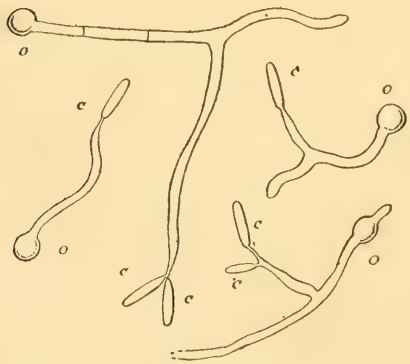


Fig. 2 — Formation des conidies cylindriques (*c*).

Au bout de deux ou trois jours, on voit apparaître çà et là des cloisons intercellulaires et de plus on aperçoit à l'extrémité des hyphes des conidies cylindriques dont la longueur peut atteindre 3 à 4 μ, la largeur ne dépassant pas celle des tubes mycéliens (fig. 2, *c*). Ces conidies prennent naissance par un simple pincement de l'extrémité des

hyphes : parfois, mais rarement, on trouve deux conidies à l'extrémité d'un même filament.

On peut comparer ces conidies cylindriques aux arthrospores qui prennent naissance par désarticulation des filaments dans les cultures liquides de certains Ascomycètes (*Endomyces* d'après Brefeld, *Fusarium polymorphum* d'après Matruchot) et même chez certains Basidiomycètes (*Stropharia*, *Phlebia*, etc.).

Fig. 3. — Culture commençant à se dessécher et montrant les conidies ovoïdes ordinaires à côté des conidies cylindriques.

Des formations identiques à celles que nous signalons ont été décrites par De Bary chez les premiers états de *Botrytis bassiana* et chez la forme conidiale de *Cordyceps militaris* (1) et c'est à De Bary que nous empruntons la dénomination de *conidies cylindriques* dont nous nous servons pour les désigner. L'illustre mycologue avait observé les conidies cylindriques en très grande quantité dans le sang des insectes infestés artificiellement et il a montré le premier l'importance de ce mode de sporulation pour la production du sclérote dans les tissus de l'insecte. Si la culture est faite dans une très petite quantité de liquide ou si l'on provoque l'évaporation de ce dernier en négligeant de mettre de l'eau au fond de la cellule au début de l'expérience, on ne tarde pas à voir se produire sur les parties du mycelium qui ne sont plus immergées, les conidies ovoïdes ordinaires.

Souvent même on observe des formes de passage entre les conidies cylindriques et les conidies ovoïdes; souvent aussi on voit se produire, ainsi que l'a également observé De Bary, à l'extrémité des conidies cylindriques des conidies secondaires de petite taille.

Ces conidies secondaires, comme d'ailleurs les conidies cylindriques, se séparent avec la plus grande facilité des hyphes qui leur

(1) De Bary, Zur Kenntniss Insektentödtender Pilze (*Bot. Zeit.*, 1867).

ont donné naissance et contribuent ainsi dans une large mesure au prompt envahissement de l'insecte infesté.

Si les spores ont été semées dans une goutte d'eau ne renfermant qu'une très minime quantité de substances nutritives on peut obtenir des ramifications stériles en assez grande quantité.

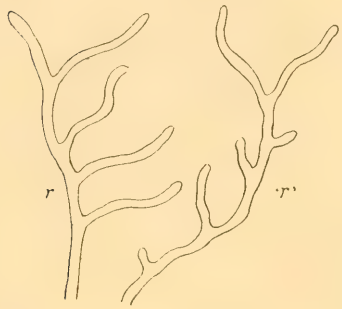


Fig. 4. — Mycelium développé dans une culture pauvre en éléments nutritifs.

Nous représentons (fig. 4) deux de ces ramifications dessinées, comme d'ailleurs toutes les autres figures, à la chambre claire.

La formation des conidies ovoïdes peut être suivie avec une grande facilité sur les cultures en cellules. Il est au contraire très difficile d'étudier leur mode de production en prenant des portions de champignon soit sur les momies, soit sur les cultures en tubes pour les porter sur la platine du microscope. Le plus souvent, en effet, les hyphes se mêlent les unes aux autres et en essayant de les dissocier on détache les conidies de leurs supports.

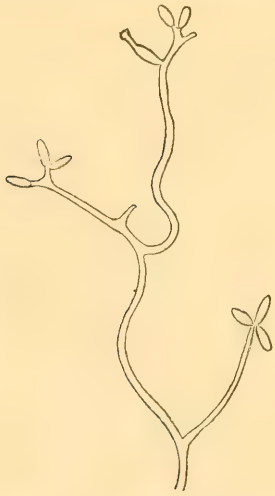


Fig. 5. — Naissance des conidies sur les conidiophores.

Les conidiophores ou supports des conidies sont de formes diverses suivant le moment où on les observe et suivant leur position sur les hyphes. Ce n'est que momentanément que ces supports présentent l'aspect de saillies coniques ou de poires allongées dont la partie atténuée est tournée vers le dehors. Souvent les conidies apparaissent au sommet de courts rameaux absolument cylindriques. Dans tous les cas, le contenu du support ne tarde pas à passer dans la conidie et le conidiophore se réduit à un cône surbaissé faisant saillie à la surface des hyphes.

Comme un certain nombre de conidies se forment successivement à l'extrémité d'un filament déterminé, les

premières nées sont rejetées latéralement et les conidiophores se projettent alors de chaque côté de l'hyphe fructifère en dents de scie alternant avec une certaine régularité de chaque côté de l'hyphe (fig. 6).

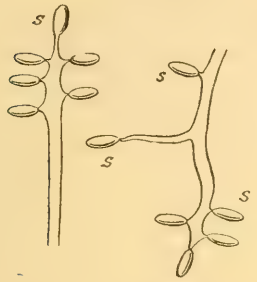


Fig. 6. — Montrant la forme zigzag des hyphes fructifères.

L'extrémité des filaments prend alors une forme en zig-zag très caractéristique et qui n'a pas échappé aux anciens observateurs (*B. bassiana* et divers autres *Botrytis*) sans que personne en ait, à mon avis, donné une interprétation satisfaisante (1).

Lorsque le champignon est arrivé à maturité, le dessèchement partiel de l'appareil fructifère amène la rétraction de ces rameaux en zig-zag et détermine la formation des glomérules, tels que ceux figurés sur nos Planches III, fig. 5 et IV, fig. 2. C'est à cette suite de phénomènes et non à un bourgeonnement plus intense qu'il faut attribuer les aspects signalés par M. Delacroix et qui se rencontrant en effet fréquemment : deux ou plusieurs spores placées *en apparence*, côte à côte à l'extrémité d'un support ou même un court chapelet de deux et trois spores placées bout à bout.

Quant à la disposition des rameaux fructifères par rapport au mycelium stérile, elle est aussi assez variable. Sur les cultures en plaques ou en tubes et sur les momies placées en chambre humide,

(1) Le professeur T. J. Burrill est le seul cryptogamiste qui ait décrit avec soin un processus analogue à celui que nous signalons sur le champignon parasite de *Chinch-bug*, le *Sporotrichum globuliferum* Speg., champignon qui appartient manifestement au groupe des Isariées entomophytes les plus voisines du parasite du ver blanc :

« Through the processes of constriction and segmentation, combined with repeated branching, a dense cluster of basidial cells is produced. From the apex of each of these cells there arises a single stylus or conidiophore which when about 2 micros long produces one terminal spherical conidium 2-2, 5 micros in diameter. As this matures the conidiophore again elongates as much as before and again produces a terminal conidium — and this may be repeated five ov more times, ultimately forming a minutely zigzag rachis bearing what now appear to be alternate, lateral sessile spores. As arranged for examination in liquids these conidia, except perhaps the terminal one, usually separate from their attachement leaving only the radiating, basal cells and their conspicuous zigzag conidiophores. However in young specimens it is very common to find basidia with an apical slender projections terminated by a partially developed conidium ».

Burrill *in* Forbes. *Seventeenth Report of the State Entomologist on the noxious and beneficious Insects of the state Illinois*, 1891, p. 81, note.

les filaments sporifères sont disposés en glomérules assez régulièrement espacés (Pl. III, fig. 5), mais sur les cultures en cellules dans un liquide très nutritif, on peut obtenir des aspects, tels que celui reproduit dans la fig. 7 ci-contre, où les rameaux fructifères très nombreux sont opposés ou verticillés autour des filaments mycéliens.

Fig. 7. — Culture bien nourrie et montrant de nombreux rameaux fructifères opposés ou verticillés.

Le cryptogame présente alors l'aspect d'un *Verticillium* et cela démontre une fois de plus le peu de valeur taxonomique des prétendus genres de Mucédinées et le danger qu'il y aurait de leur attribuer une signification trop grande dans la classification naturelle des champignons.

Le mycélium stérile est formé de filaments couchés hyalins de 1 μ à 2 μ, 5 de large, présentant de nombreuses ramifications et rarement des anastomoses. Les rameaux naissent généralement au dessous d'une cloison intercellulaire ; ils forment un angle assez ouvert, parfois même un angle droit avec l'axe. Les cloisons intercellulaires sont difficiles à apercevoir sans l'emploi des réactifs.

*
* *

VIII. EXPÉRIENCES D'INFESTATION ARTIFICIELLE.

Nous avons vu que l'*Isaria densa* peut se propager au-delà des insectes morts et envahir en saprophytes soit les débris végétaux voisins, comme l'a constaté Nees (1) (et non Persoon, ainsi que le

(1) Nees dit : *Findet sich auf erstorbenen Insekten aber auch auf modernden Blœttern und Stœmmen.*

dit M. Delacroix) ou même des morceaux de viande (*ad carnes mucidas*) comme l'affirme Saccardo (1).

Le champignon du hanneton est donc simplement un parasite facultatif et l'on pouvait soupçonner à priori qu'il infesterait diverses espèces d'insectes vivants, surtout ceux dont le genre de vie se rapproche le plus des mœurs du ver blanc.

Dès mes premières recherches en automne 1890, n'ayant pas de vers blancs à ma disposition, j'avais employé pour mes expériences le ver de farine (*Tenebrio molitor*). Cette larve est relativement peu favorable à cause de l'épaisseur de sa chitine, cependant on réussit assez facilement à l'infester, soit par inoculation, soit même par simple aspersion ou en mêlant à la farine dans laquelle elle vit des spores d'*Isaria densa*.

Depuis j'ai réussi à infester également par l'un ou l'autre procédé les larves d'*Anomala Frischii* et de *Polyphylla fullo* (hanneton foulon), les chenilles de *Sphinx atropos* (S. tête de mort) et de *Sphinx ligustri*, celles de diverses Noctuelles, du Ver à soie, etc.

De leur côté MM. Prillieux et Delacroix ont obtenu les mêmes résultats avec la Cétoine dorée (*Cetonia aurata*), le hanneton d'été (*Rhizotrogus solstitialis*) et les chenilles de *Liparis chysorrhœa* et du Ver à soie.

Dans tous ces cas on obtient des momies analogues à celles que nous avons étudiées chez le ver blanc et le cadavre de l'insecte tué par l'*Isaria* se distingue aisément de ceux qui sont morts de toute autre façon, même avant le développement externe de la moisissure, rien que par le poids et par la coloration rose ou violacée, qui apparaît si la cuticule est suffisamment transparente et ne renferme pas de pigments trop abondants.

Les momies de chenilles de noctuelles (*Mamestra brassicæ*, *Plusia gamma*, *Noctua meticulosa*, etc.) placées en chambre humide, prennent bientôt un aspect tout particulier et très élégant. Les hyphes fructifères de la moisissure, au lieu de sortir en des points quelconques du corps de chenille, émergent d'abord des

(1) La possibilité pour une Isariée entomophyte de vivre en saprophyte a été démontrée expérimentalement en 1839 par Johanys à l'égard du *B. Bassiana*. Le travail de Johanys (*Annales des Sciences naturelles*, zoologie, seconde série, t. 11, p. 65) est certainement un des meilleurs mémoires publiés sur la muscardine, surtout si l'on tient compte des opinions courantes à l'époque où il a paru.

ouvertures stigmatiques et le cadavre s'entoure ainsi de jolis bouquets blancs régulièrement disposés de chaque côté.

Les essais d'infestation que j'ai tentés sur des Orthoptères, soit exotiques (*Schistocerca peregrina*) soit indigènes (*Decticus verrucivorus. Locusta viridissima,* divers *Stenobothrus*) ne m'ont donné que des résultats négatifs, même en opérant par inoculation. Je veux dire par là que la survie a été très longue, souvent même aussi longue que pour les insectes témoins. Jamais la momification ne s'est faite comme chez les larves indiquées ci-dessus. Les insectes morts, placés en chambre humide, m'ont bien donné un beau développement de l'*Isaria*, mais je suis convaincu que dans ce cas le champignon végète comme lorsqu'on l'ensemence sur un milieu artificiel, c'est-à-dire en saprophyte et nullement en vrai parasite.

J'insiste à dessein sur ce fait, parce que, faute d'avoir distingué ces deux modes si différents de développement de l'*Isaria*, on a pu commettre des erreurs d'observation et concevoir des espérances que l'avenir ne justifiera pas, je le crains.

Ainsi en plaçant dans de la mousse ou avec des fragments d'écorce toujours plus ou moins humides divers insectes nuisibles, tels que l'Anthonome du pommier ou d'autres Curculionides à cuticule épaisse, et saupoudrant le tout de spores d'*Isaria*, on a pu retrouver au bout de quelque temps, les cadavres de ces charançons complètement recouverts par l'*Isaria densa* ; mais cela ne prouve nullement que le cryptogame ait causé la mort des insectes et l'expérience ainsi faite est tout à fait insuffisante pour en tirer des déductions pratiques.

Il n'est pas nécessaire, comme le pense M. Delacroix, de stériliser les cadavres des hannetons ou autres Coléoptères adultes, pour obtenir le développement de l'*Isaria*. Il faut seulement éviter de placer immédiatement ces cadavres à l'humidité, de façon à ne pas favoriser la propagation de bactéries de la pourriture et la désagrégation de l'insecte. Il est certain, à mon avis, que dans les cas où MM. Prillieux et Delacroix n'ont vu le champignon apparaître qu'après quatre ou cinq jours en chambre humide, l'infestation s'était faite *post mortem* et le cadavre ne contenait pas de sclérote.

Nous étudierons plus spécialement l'infestation artificielle du ver blanc et celle du ver à soie, qui toutes deux, pour des motifs divers, présentent un intérêt particulier.

Le ver blanc, saupoudré de spores bien mûres et placé sur du

terreau meuble où il ne tarde pas à s'enterrer, est voué à une mort certaine. Les spores en germant pénètrent par un point quelconque de la cuticule : souvent cet endroit est indiqué dans la suite par une tache plus sombre formant une zone circulaire autour du point de pénétration. Au bout de deux ou trois jours (le temps varie avec la température et la quantité de spores ayant pénétré), l'insecte présente une teinte rosée qui va en s'accentuant jusqu'à la mort, laquelle se produit généralement en six à huit jours.

C'est seulement quelque temps après la mort, que le cadavre est complètement momifié, et si on a soin de le laisser dans un endroit relativement sec, il peut demeurer en cet état pendant des semaines, sans qu'aucune manifestation extérieure vienne indiquer l'existence du champignon.

Mais dès que la momie est placée en chambre humide ou dans un sol arrosé, les hyphes gazonnantes apparaissent un peu dans tous les points de la cuticule et non pas exclusivement aux stigmates, comme nous l'avons dit pour les chenilles de noctuelles. Ce qui tient sans doute à ce que les pores de la cuticule du ver blanc sont d'un calibre suffisant pour permettre le passage du mycelium.

Si l'on examine le sang de la larve au début de l'infestation et même avant qu'on aperçoive la moindre coloration, on trouve au microscope, circulant dans ce liquide, une multitude de ces conidies cylindriques que nous avons décrites à propos des cultures cellulaires (p. 58, fig. 2).

Ces conidies transportées dans toutes les lacunes vasculaires s'accumulent particulièrement dans les fins canaux qui irriguent les corps graisseux. C'est là qu'apparaissent d'abord les cellules sclérotiales, remplies au début d'un protoplasme homogène bientôt après creusé de vacuoles. Nous savons que dans ces cellules s'accumule finalement le glycogène qui servira plus tard à nourrir la partie fructifère du champignon.

La maladie débutant ainsi par le système circulatoire, on s'explique facilement pourquoi la peau de la larve infestée s'affaisse et se ride à mesure de l'épuisement du liquide sanguin. Les corps graisseux ne sont envahis que d'une façon secondaire contrairement à ce qui a lieu dans le cas des Entomophthorées.

Au début de l'infestation il n'est pas rare de trouver des éléments amœboïdes du sang, entourant les conidies cylindriques, et DE BARY

a figuré très exactement ce phénomène chez *Isaria farinosa* ; mais la victoire reste constamment au parasite dans cette lutte contre les phagocytes du sang de l'insecte.

Les trachées et le tube digestif de la larve sont respectés par le champignon ; tous les autres tissus, même les muscles, finissent par disparaître entièrement. Jamais le sclérote ne pénètre dans la lumière du tube digestif, qui garde son calibre primitif, et ne paraît nullement comprimé par le parasite.

Dans leur première note à l'Académie (**10**, p. 1079), MM. Prillieux et Delacroix ont donné, de plusieurs de ces processus, une description tout à fait erronée. « Si, disent-ils, on replace une de ces larves dans la terre humide, le parasite continue de se nourrir et de se développer aux dépens du corps de l'insecte ; à mesure que ce milieu nutritif est consommé on voit le champignon produire des spores en quantités de plus en plus considérables. *Au bout d'un certain temps, quand la larve est transformée en un véritable stroma de mycelium, les fructifications apparaissent à la surface du sol,* sous l'apparence de petites masses hémisphériques ou un peu claviformes d'un blanc pur qui produisent des quantités innombrables de spores. » Tout le passage que nous avons souligné est rempli d'inexactitudes : jamais la fructification du parasite ne commence avant que le sclérote ne soit complètement formé, et dès que les fructifications se montrent extérieurement la formation du sclérote (le stroma de mycelium de MM. Prilleux et Delacroix) est par cela même arrêtée. Jamais non plus les fructifications n'apparaissent *à la surface du sol* sous forme de petites masses hémisphériques ou de clavules ; ces fructifications sont comme nous l'avons dit hypogées et lucifuges.

La momie est susceptible, ainsi que nous l'avons dit, de subir des périodes alternatives d'humidité et de dessèchement. Ces dernières sont des périodes de repos ; mais, tant que les réserves nutritives du sclérote ne sont pas épuisées, à chaque période d'humidité correspond une production d'hyphes fructifères et de spores.

En raison de ce fait facile à vérifier expérimentalement, je m'étais demandé comment se comporteraient les momies placées en terrains perméables, dans des sables, par exemple. J'ai profité d'un séjour à mon laboratoire de Wimereux, pour élucider cette question par quelques expériences faites dans les dunes. Bien que les larves de

Polyphylla fullo soient assez communes et les larves d'*Anomala Frischii* extrêmement abondantes dans les dunes du Pas-de-Calais, je n'ai jamais constaté sur ces insectes la présence de l'*Isaria* ou de tout autre cryptogame. J'avais supposé quelque temps que cette immumité pouvait être attribuée peut-être à la présence du sel marin dans le sable. Une expérience involontaire me démontra qu'il n'en était rien.

J'employai un jour par erreur pour des ensemencements d'*Isaria* des tubes de gélatine, qui avaient été préparés pour des cultures de la bactérie lumineuse des Talitres et qui contenaient beaucoup plus de sel que le sable des dunes (quelques-uns même renfermaient du chlorure de magnésium). Le champignon se développa cependant et donna même des fructifications.

Mais en plaçant dans le sable des momies de vers blancs ordinaires ou de larves d'*Anomala*, je pus bientôt me convaincre que ces momies disparaissaient au bout de quelques semaines, sans donner de spores et sans avoir formé les prolongements hyphasmatiques si développés dans les terres grasses. Après chaque pluie les momies ensablées donnent un commencement de duvet, qui bientôt se dessèche sans avoir produit de spores et le sclérote s'épuise ainsi sans résultat utile, laissant une dépouille vide qui ne tarde pas à se désagréger.

Nous devons donc tirer de ces expériences une conséquence importante au point de vue pratique, bien que malheureusement elle soit d'ordre purement négatif. C'est qu'il faut renoncer à l'emploi de l'*Isaria*, pour combattre les vers blancs dans les sols arenacés trop facilement perméables et trop peu riches en principes nutritifs, pour permettre au champignon de vivre en saprophyte dans les moments où il ne rencontre pas d'insectes vivants à sa portée.

Les expériences d'infestation du ver à soie m'ont aussi fourni des résultats intéressants. Pendant quelque temps j'avais vainement essayé de produire cette infestation et j'avais tiré de mes échecs des conséquences évidemment exagérées au point de vue de la distinction spécifique d'*Isaria densa* et *Isaria bassiana* (**14** et **15**). J'opérais, il est vrai, sur des vers placés dans d'excellentes conditions hygiéniques, tenus dans un local sec et nourris de feuilles de mûrier fraîchement cueillies ; mais même en modifiant ces conditions dans un sens défavorable, mes premières tentatives ne réussissaient

guère. C'est en vain que j'avais aspergé avec des spores prises sur des momies naturelles ou dans des cultures artificielles des vers à soie qui venaient de subir la deuxième ou la troisième mue : en vain également que j'avais placé mes boîtes à éducation dans une atmosphère humide après avoir saupoudré de spores les feuilles de mûrier que je laissais à dessein s'accumuler en litières. J'avais même tenté sans succès une expérience plus décisive. Sur un certain nombre de vers arrivés à la troisième mue, j'avais amputé l'appendice caudal (1) et tamponné la section avec des spores d'*Isaria*. Aucun de ces vers ne mourut infesté.

Une dizaine de vers furent enfin inoculés le 17 juin 1891 par un procédé plus brutal, c'est-à-dire par piqûre sur le côté du corps de façon à atteindre les vaisseaux des organes graisseux. Ces vers qui étaient encore très sains trois jours après l'opération, sont tous morts depuis. La période d'incubation a varié de cinq à huit jours. Presque toujours la mort est arrivée brusquement en une nuit, pour ainsi dire sans symptômes précurseurs. Les cadavres ont pris rapidement une consistance assez dure et une teinte rose très vive analogue à celle des cultures. Malgré la température chaude et humide à cette époque, aucun des cadavres ne produisit les efflorescences caractéristiques de l'*Isaria*. Il fallut les placer en chambre humide pour obtenir ce résultat.

Un ver, fortement arrosé de spores au moment où il venait de subir sa dernière mue, est mort également infesté, mais après une période d'incubation de dix jours pendant laquelle il a complétement cessé de manger.

Bientôt cependant, en employant les spores recueillies sur ces premières momies et les ensemençant sur des vers nourris de feuilles de mûrier conservées dans un linge humide (2), j'ai obtenu très facilement l'infestation de vers de tous âges.

Lorsque le ver est près de la nymphose au moment où on l'infeste,

(1) J'ai constaté depuis bien des années que cette opération est absolument inoffensive pour le ver à soie, surtout si elle est faite dans le jeune âge, après la seconde mue par exemple. J'ai répété la mutilation sur quatre générations successives sans voir se produire la moindre modification dans la descendance. Mais il ne m'est jamais venu à l'esprit de tirer de cette expérience un argument contre le principe de LAMARCK, ainsi que l'a fait WEISMANN après des expériences similaires sur les souris blanches.

(2) Cette nourriture est absolument antihygiénique pour le ver à soie, et en procé-

il peut filer son cocon ; mais le plus souvent il meurt avant d'avoir subi la transformation en chrysalide. La Fig. 6 de notre Pl. II représente un ver mort dans le cocon et déjà momifié. Dans ce cas, le cocon est généralement moins épais, parfois même il est réduit à une mince couche de soie laissant voir le ver par transparence.

Très rarement le ver infesté se transforme en nymphe et la momification se fait en cet état. Jamais une nymphe infestée ne peut se transformer en papillon.

La fig. 3 [Pl. II] représente un ver momifié après la quatrième mue. La larve, au moment de la mort, est d'un rose violacé qui brunit un peu en séchant. Parfois, en mourant, elle s'accroche par ses pattes membraneuses à une branche de mûrier ou à quelque autre objet; mais la fixation du cadavre n'est pas un fait aussi général que dans les momies d'insectes tués par les Entomophthorées.

Placées en chambre humide, les momies ne tardent pas à se couvrir d'un épais revêtement d'*Isaria*. Nous avons figuré, Pl. I, fig. 4 et 5, deux momies déposées depuis douze jours sur une plaque de liége flottant sur une cuvette pleine d'eau et recouverte d'une cloche. Comme on le voit, le champignon dépasse la momie et quelquefois très largement (fig. 5). Il est probable que le liége aurait été envahi dans une plus grande étendue si nous n'avions pas desséché le champignon pour en faire prendre le dessin.

Les vers à soie momifiés, placés en terre dans un sol meuble et riche en humus, donnent bientôt des hyphasmates semblables à ceux que nous avons décrits sur les momies de vers blancs.

Les expériences d'infestation artificielle, soit sur le ver blanc soit sur le ver à soie, fournissent des indications intéressantes pour la biologie du champignon. On pouvait se demander, par exemple, quel âge est le plus propice à l'infestation. L'expérience prouve que les larves les plus avancées sont celles qui s'infestent le plus facilement.

On pouvait se demander également si les époques des mues sont favorables ou défavorables au succès de l'opération. Ainsi que nous

dant ainsi on est sûr d'obtenir bien vite une grande quantité de *morts flats*, sans doute parce que les feuilles placées dans ces conditions subissent un commencement de fermentation et renferment un grand nombre de bactéries.

l'avons dit plus haut, Krassilstschik a vu que le coefficient de nocuité des bactéries pathogènes du ver blanc diminuait sensiblement au moment de la mue. En ce qui concerne l'*Isaria*, il faut préciser ce qu'on désigne par *moment de la mue*. Si l'on entend par ces mots la période d'inactivité qui précède l'exuviation, il est certain que ce moment de la vie de l'insecte n'est pas favorable à l'infestation et cela pour diverses raisons. D'abord le champignon en germant a une épaisseur double de cuticule à traverser et de plus la cuticule externe, celle qui va être rejetée, entraîne avec elle les spores qui la recouvrent pendant le phénomène de la mue. En outre, les éléments phagocytes sont plus nombreux et plus actifs pendant cette période et par suite les conidies cylindriques sont détruites en plus grand nombre dans le sang.

Mais si l'on appelle moment de la mue celui qui suit l'exuviation avant la consolidation des nouveaux téguments, il y a plutôt alors une aptitude plus grande à la contamination. Cela n'est pas très marqué peut-être pour les mues ordinaires de la larve, mais le phénomène devient plus net pour la mue qui accompagne la nymphose. C'est seulement en effet immédiatement après cette mue, lorsque la peau de la nymphe est encore molle, que l'infestation de l'insecte à cette phase d'évolution peut se faire sans lésion du tégument.

J'ai cherché aussi à me rendre compte de la façon dont s'opère la pénétration du mycelium à travers la chitine. Puisque sur les cultures artificielles les hyphes, dès la germination du champignon, végètent en rampant sur la surface sans jamais pénétrer dans le substratum, contrairement à ce qui a lieu quand les spores germent sur le corps d'un insecte, c'est évidemment que les tissus de celui-ci et en particulier le sang où vit d'abord le cryptogame exercent une action de l'ordre de celles que l'on désigne aujourd'hui sous le nom de *chimiotropisme*.

Toutes nos expériences, comme d'ailleurs les observations des auteurs anciens (Guerin-Méneville, Robinet, Nysten) sur la muscardine ordinaire, tendent à démontrer que la substance déterminant ce chimiotropisme des hyphes d'*Isaria* est un acide en dissolution dans le sang de la larve infestée. On peut en effet modifier la direction des hyphes dans les cultures sur plaques, par l'addition

d'acides organiques faibles dans la gélatine d'une portion déterminée de la plaque.

Mais si les hyphes, au moment de la germination, ont une forte tendance à se diriger vers la substance nutritive qu'elles affectionnent, il reste encore à expliquer comment elles peuvent traverser le rempart de chitine qui les sépare de cette substance.

Je pense, sans pouvoir encore le démontrer d'une façon certaine, que les hyphes des *Isaria* sécrètent à leur extrémité un liquide altérant la chitine, de même que les hyphes de certains *Botrytis* produisent dans certaines conditions une enzyme capable de dissoudre la paroi des cellules végétales, ainsi que cela paraît résulter des travaux de DE BARY, de KISSLING, de MARSHALL WARD et de O. REINHARDT.

L'expérience m'a prouvé, comme je l'ai dit ci-dessus (p. 54), que les cultures décolorées (cultures de cinquième ou sixième génération sur gélatine par exemple) donnent des spores avec lesquelles l'infestation des vers blancs s'obtient difficilement. Il faut donc admettre que le zymase hypothétique attaquant la chitine se produit d'une façon corrélative à la coloration, ce qui donne un moyen commode de mesurer approximativement la virulence des cultures.

J'ai envoyé une culture de troisième génération (faiblement colorée) au professeur FORBES de Champaign (Illinois). Celui-ci a constaté par expérience que notre *I. densa* est moins active pour la destruction des vers blancs américains que le *Sporotrichum globuliferum* (1) ; de notre côté nous avons trouvé que les cultures de *S. globuliferum* que nous devions à l'obligeance du professeur FORBES, et qui étaient aussi des reports, agissent moins énergiquement que l'*Isaria densa* sur le ver blanc d'Europe.

Des expériences comparatives de ce genre ne peuvent être utilement tentées qu'en employant de part et d'autre des spores prises sur des momies naturelles ou des cultures de même génération et faites sur des substratums identiques. Aussi la seule conclusion que nous puissions tirer des faits précédents, c'est que la virulence diminue en général dans les cultures après un certain nombre de reports.

(1) *Insect Life*, t. V, n° 2. 1892, p. 70.

D'ailleurs dans un très remarquable mémoire déjà cité (page 63, note 1), JOHANYS a montré, dès 1839, que la muscardine du ver à soie cultivée en saprophyte perdait une partie de sa virulence. Deux lots de 1000 vers chacun furent infestés à l'état d'œufs, l'un par des spores recueillies sur une momie, l'autre par des spores de muscardine cultivée en saprophyte sur des papillons de ver à soie.

Le premier lot donna 72 cocons pour 1000 vers, le second 192 cocons. Ainsi la muscardine naturelle a enlevé *plus des neuf dixièmes* des vers et la muscardine saprophyte *un cinquième* seulement.

Et encore le substratum choisi par JOHANYS (papillon de ver à soie) semble éminemment supérieur à bien des milieux de culture artificielle. Il est vrai que les papillons avaient pondu. Nous pouvons conclure de cette expérience qu'il serait imprudent de compter sur les hannetons adultes pour la culture de l'*I. densa* ; le champignon ne végétant le plus souvent sur ces animaux qu'à l'état de saprophyte, surtout après l'accomplissement de la fonction génitale.

La muscardine du ver à soie peut être communiquée au ver blanc et réciproquement la muscardine du ver blanc peut être communiquée au ver à soie. Cette double constatation aurait suffi autrefois pour affirmer l'identité spécifique des deux champignons, surtout en tenant compte de leurs nombreuses ressemblances morphologiques. Il convient d'être plus réservé aujourd'hui et nous pouvons dire tout au plus qu'il s'agit sans doute de deux races adaptées depuis longtemps à des milieux différents.

On ne peut cependant chercher à caractériser ces deux races par le fait que l'une (*Isaria densa*) produirait une coloration intense du substratum (muscardine rose) tandis que l'autre (*I. bassiana*) ne fournirait pas de matière colorante (muscardine blanche).

Cette opinion soutenue par MM. PRILLIEUX et DELACROIX ne résiste pas au contrôle de l'expérience. L'une ou l'autre des deux formes peut, suivant les circonstances, colorer le substratum ou le laisser incolore.

Dès 1837, dans son mémoire classique sur la muscardine du ver à soie (1), AUDOUIN s'exprimait ainsi : *Les téguments de la plupart*

(1) AUDOUIN. Recherches anatomiques et physiologiques sur la maladie contagieuse qui attaque les vers à soie et qu'on désigne sous le nom de *Muscardine* (*Ann. sc. nat.*, 2e série, Zool. T. VIII.

des vers infectes étaient en tout ou en partie d'un rouge violacé ou lie de vin très pâle. Cette couleur paraissait plus foncée et même brunâtre autour de la cicatrice de la piqûre (p. 233). AUDOUIN avait remarqué aussi que la teinte lie de vin s'observe même sur les insectes de divers ordres inoculés avec la muscardine. Il représente en effet (Pl. 10, fig. 9) une chrysalide de phalène dont l'intérieur du corps est rempli par le thallus (sclérote) du champignon et présente *la teinte rose qui la caractérise* (p. 244).

Tous les anciens observateurs sont unanimes à constater cette coloration rouge des *muscardines* et si les observateurs plus récents (L. FABRE par exemple dans son *Manuel de magnanerie*) ont parlé d'une muscardine blanche, c'est uniquement parce qu'ils ont eu sous les yeux ou des momies épuisées par la fructification (1) ou des formes atténuées de la maladie.

Il est remarquable, en effet, qu'après avoir eu son apogée de 1820 à 1840, la muscardine a considérablement diminué depuis, soit que le champignon ait perdu de sa virulence, soit que le ver à soie ait acquis une résistance plus grande, soit enfin pour ces deux causes réunies. La sélection en agissant à la fois sur le parasite et sur l'hôte détermine ainsi de part et d'autre des modifications considérables et cela d'autant plus vite que le parasite appartient à un groupe d'êtres où les générations se suivent plus rapidement.

C'est ainsi que l'on peut expliquer pourquoi il y a eu des maladies *historiques* dont il n'est plus question aujourd'hui et pourquoi il en apparaît chaque jour de nouvelles.

Pour cette raison aussi on peut dire de l'emploi de l'*Isaria* et des autres cryptogames parasites dans la lutte contre les insectes nuisibles, ce que l'on dit parfois en plaisantant de certains remèdes à la mode : « Hâtez-vous d'en user pendant qu'ils guérissent. » On doit profiter pour user de ces parasites du moment où ils sont encore dans ce que FOREL a appelé la phase de la *lutte pour l'existence* et ne pas attendre qu'ils soient entrés dans la phase de la *sélection naturelle* (2).

(1) C'est l'explication que donne FABRE lui-même et pas un homme pratique n'a songé un instant à distinguer deux maladies distinctes dans les deux formes de la muscardine du ver à soie.

(2) Voir à ce sujet le très intéressant mémoire de F.-A. FOREL, *La Sélection naturelle et les maladies parasitaires*, etc. [Bibliothèque universelle et Revue suisse. *Arch des Sc. phys. et nat.*, 1877, p. 349 (p. 6 et suiv. du tiré à part)].

*
* *

IX. MODE D'EMPLOI DE L'*ISARIA DENSA* DANS LA GRANDE CULTURE.

Sous quelle forme convient-il d'employer le champignon du ver blanc pour obtenir sa dissémination rapide et efficace dans les cultures ? Dès mes premières publications sur ce sujet, j'ai recommandé les momies du ver blanc et, à leur défaut, les cultures artificielles ou les spores recueillies sur ces cultures et utilisées, soit à l'état pulvérulent, soit mélangées à divers liquides.

Il est clair qu'on ne peut *a priori* donner la préférence à l'une de ces méthodes sur les autres et que l'expérience seule (surtout l'expérience en grand) peut donner des indications sur le procédé le plus avantageux.

L'emploi des spores mélangées, soit à des matières inertes, soit à des liquides de culture ou même à de l'eau pure a donné des résultats favorables dans les essais antérieurs d'infestation d'insectes nuisibles par les cryptogames. Brefeld, Cienkowski, Metschnikoff, Krassilstschik, Sorokine ont tour à tour préconisé ce mode opératoire (1).

En présence des constatations très précises faites par ces hommes éminents, il nous paraît difficile d'accepter sans plus complètes informations le discrédit que MM. Prillieux et Delacroix veulent jeter sur les travaux de leurs devanciers, travaux qu'ils ne paraissent connaître d'ailleurs que d'une façon fort superficielle.

La façon dont M. Delacroix prétend avoir démontré les défauts des procédés dont nous parlons mérite de nous arrêter un instant. Il s'agit d'une de ces prétendues expériences qui auraient dégoûté Claude Bernard lui-même de la méthode expérimentale et dont la transcription seule pourrait nous dispenser de toute critique :

« Nous avons tenté, dit M. Delacroix, à la ferme de Joinville,

(1) Voir pour plus amples détails à ce sujet :

Krassilstschik. La production industrielle des parasites végétaux pour la destruction des insectes nuisibles (*Bulletin scientifique*, etc., t. XIX, 1888, p. 461 et suiv.)

Sorokine. Un nouveau parasite de la chenille de la betterave (*Bulletin scientifique*, T. XX, 1889, p. 76 et suiv.)

dans le potager placé sous la direction de M. Nanot, d'infecter en répandant des spores sur le sol un espace peu étendu. Un espace de 10 mètres carrés sur 0m40 de profondeur fut séparé du reste du champ par des feuilles de zinc, disposées de façon à former une caisse fermée excepté sur la face supérieure. On y plaça environ 180 vers blancs et on y repiqua des laitues et des romaines qu'on remplaçait à mesure que les vers blancs les faisaient périr. Quelques jours plus tard, le 3 juin, on versa sur le sol de l'eau chargée de spores de *Botrytis*. A partir des derniers jours de juin, les salades n'étaient plus coupées, les vers ne mangeaient plus. Le 10 juillet, la terre est retournée complètement et tamisée. *Le fond de la caisse avait retenu la terre qui y formait une boue très épaisse.*

» Immédiatement au-dessus de *cette couche de boue qui avait 7 ou 8 centimètres*, la moitié des vers étaient transformés en chrysalides. On n'en trouve qu'une seule nettement envahie et entourée par la moisissure.

» Un grand nombre de vers gisent morts non infectés, *putréfiés dans la couche de boue*. Un petit nombre seulement à la même profondeur que les chrysalides sont en train de confectionner la coque de terre dans laquelle ils se transforment en chrysalides.

» *Ce résultat est mauvais : il n'y a pas à insister.* »

Certes non ! il n'y a pas à insister, et quand on a commis des erreurs de ce genre, la pudeur la plus élémentaire commande de ne pas les exhiber publiquement.

M. Delacroix *insiste* cependant et, de sa boueuse expérience, il conclut qu'il faut renoncer à l'épandage des spores. Il croit évidemment que les choses se passent dans la nature comme dans sa grande boîte de zinc. Il paraît ignorer aussi ce que savent les jardiniers les moins instruits : que l'on a l'habitude de laisser un trou au fond des pots à fleurs pour assurer l'écoulement de l'eau et que les larves de hannetons ne sont pas des larves d'hydrophiles. L'expérience (?) de M. Delacroix, si elle prouvait quelque chose, prouverait tout au plus que l'*Isaria densa* ne peut être employée pour la destruction des insectes aquatiques.

Nous pensons qu'il conviendrait d'essayer sérieusement le procédé d'épandage des spores dans des conditions qui permissent d'en apprécier la valeur pratique. Il est clair que les spores ne doivent

pas être semées à la surface du sol où elles se dessécheraient sans profit. Même mêlées à des liquides, elles ne pénétreraient pas jusqu'aux larves en raison de la filtration à travers la couche de terre superficielle qui en retiendrait la plus grande partie. Les spores doivent être enfouies à une certaine profondeur et, pour éviter des frais de main-d'œuvre, on devrait profiter d'un travail obligatoire pour y adjoindre cette opération complémentaire.

M. Gaillot, directeur de la station agronomique de l'Aisne, a proposé de profiter du travail des semailles et d'employer les graines comme véhicules (20, 1891, p. 1554). La graine est, en effet, l'agent que le cultivateur distribue dans ses champs sous le plus faible volume et de la façon la plus uniforme ; certaines d'entre elles, comme la graine de betterave, ont de plus des anfractuosités très favorables à retenir les poussières microscopiques (1). Avec la graine on n'a pas à craindre, comme avec les engrais, le contact de substances chimiques qui pourraient tuer les spores. Le parasite déposé dans le sol avec la graine, à l'endroit même où le ver blanc viendra chercher sa nourriture, le contaminerait et la larve irait ensuite porter plus loin les germes de son affection mortelle.

L'idée de M. Gaillot est à coup sûr très ingénieuse et mérite qu'on la mette à l'essai.

A défaut de graines, il importe de mélanger une substance inerte avec les spores d'*Isaria* pour empêcher ces spores de s'agglomérer en grumeaux, ce qui occasionne nécessairement une perte d'éléments utiles. Mais nous réprouvons absolument l'usage de la farine ou de toute autre matière de ce genre employées comme véhicule, à cause des altérations que ces substances peuvent subir et des êtres organisés qu'elles renferment. Le mieux est d'employer une terre fine ou un sable très fin ou toute autre poudre minérale peu coûteuse et susceptible d'être facilement stérilisée avant d'être mélangée aux spores (2).

(1) Même les graines en apparence les plus lisses sont susceptibles de retenir dans les interstices de leurs téguments, des corps microscopiques plus volumineux que les spores d'*Isaria*. C'est ainsi par exemple que se transmettent d'un végétal à sa postérité les œufs des *Phytoptus*, ces acariens si fréquents sur les végétaux, dont quelques-uns sont devenus des parasites constants ou même des symbiotes utiles, tandis que d'autres sont encore des ennemis redoutables pour les plantes cultivées, lorsque leur multiplication devient exagérée.

(2) Voici le procédé mis en œuvre avec succès par M. Gaillot, qui ne paraît pas avoir pour l'emploi des spores la même antipathie que M. Delacroix :

« Afin de disposer de la quantité de champignons que pourront nécessiter nos essais

Bien entendu ces mélanges devraient être titrés lors de leur mise en vente, de façon à permettre aux agriculteurs de juger par eux-mêmes de la proportion la plus favorable à adopter dans la pratique.

Il serait nécessaire d'indiquer aussi à quelle génération de culture artificielle (à partir de la momie) appartiennent les spores livrées dans le commerce. Nous savons en effet que le degré de virulence des spores, c'est-à dire la facilité avec laquelle elles infestent les vers blancs, dépend beaucoup du nombre des générations de cultures effectuées.

On arrivera peut-être à trouver des milieux de culture artificiels capables d'augmenter la virulence au lieu de la diminuer, mais jusqu'à présent nous n'avons pu réussir à obtenir ce résultat. Il est vrai que nous n'avons opéré que d'une façon purement empirique. Or, dans une question de ce genre, il conviendrait de faire d'abord des analyses très précises du ver blanc et des cendres du champignon recueilli à son maximum de virulence. On procèderait ensuite à la recherche du milieu de culture *optimum*, comme l'a fait Raulin pour diverses mucédinées indifférentes.

Chacun s'accorde à reconnaître que le procédé le plus sûr et le plus économique pour créer des foyers d'infestation artificielle consiste à recueillir des momies au moment où elles sont à leur

ultérieurs, j'ai étudié sa production artificielle : le procédé consiste à stériliser un milieu de culture, à l'ensemencer de spores prises soit sur un ver blanc ou un hanneton momifié, soit sur une culture précédente, et à la cultiver à une température constante de 20 à 25°.

» Après plusieurs essais, je me suis arrêté à une formule, au moût de bière acidulé, que je dois à l'obligeance de M. Metschnikoff, et nous produisons en ce moment une quantité suffisante de ce cryptogame.

» Pour en rendre l'emploi plus commode, je mélange mes cultures avec du sable stérilisé, que l'on met ensuite à sécher. La matière est alors pulvérisée et tamisée ; elle se présente comme un sable sec et fin renfermant un nombre prodigieux de spores microscopiques.

» Au contact de l'eau, ces spores germent facilement et produisent un mycélium qui est alimenté pendant quelque temps par le résidu solide du bouillon de culture dont le sable a été mouillé.

» Pour la production de ce champignon, il est indispensable d'opérer suivant les principes de la méthode pasteurienne, afin d'éviter la concurrence des germes de toutes sortes que l'air apporterait ; le *Botrytis* est d'ailleurs doué d'une force de résistance considérable, et il prend généralement le dessus.

» Il est bon aussi d'opérer à l'abri de la lumière, qui détruit les germes pathogènes, tels que ceux du *Botrytis* ; cette propriété comporte une application pour le mode d'emploi : les spores doivent être enterrées, pour être soustraites à l'influence nuisible de la lumière ».

maximum de sporulation et à les transporter dans les champs ravagés par les vers blancs. Même dans le cas où ces momies n'auraient pas encore commencé à donner des spores, le procédé serait cependant recommandable. Le développement de l'appareil fructifère subirait dans ce cas un léger retard, mais il ne peut manquer de se produire si les conditions de terrain sont favorables, et par suite l'infestation serait un peu plus tardive mais néanmoins certaine. M. Leizour, professeur d'agriculture à Laval, a parfaitement exposé les avantages de cette méthode dans le *Bulletin agricole de la Mayenne :*

« Une fois les foyers d'infection établis, la nature, — le vent et la pluie, les labours et hersages aidant, — se chargera ensuite de terminer l'opération. Il faut aider la nature et non pas la suppléer. Nous avons vu, en récoltant des vers blancs contaminés en plein champ, s'échapper, au premier attouchement, de véritables nuages de spores, qui, entraînées par le vent, allaient porter la maladie sur une infinité de points en tombant sur la surface du sol, d'où les eaux de pluie les entraînent dans le sol et ont des chances de les mettre en contact avec des vers sains. C'est en déterminant la formation de quelques-uns de ces nuages, par l'établissement de quelques foyers, que les cultivateurs atteindront plus sûrement le but... En résumé, nous pensons que le moyen le plus prompt que l'on connaisse encore pour contaminer les vers blancs sains, consiste à placer en contact avec eux des vers détruits par le *Botrytis tenella* et entourés de champignons ou de terre prise dans les environs immédiats de ces vers, envahie par le mycélium du champignon et contenant ses spores ».

Cette dernière recommandation (enlever avec les momies la terre avoisinante contenant des hyphasmates et des spores) est en effet très importante et M. Le Moult n'a pas manqué de la formuler également à diverses reprises.

Mais le ramassage des vers contaminés et leur enfouissement dans de nouvelles parcelles ne peuvent guère s'effectuer avantageusement qu'au moment des labours. Le temps pendant lequel on peut procéder à ces opérations se trouve ainsi forcément limité.

En outre, il est clair que les gisements de vers momifiés assez riches pour être commercialement exploitables sont relativement peu

nombreux. Beaucoup d'entre eux échapperont aux recherches jusqu'au moment où les cultivateurs auront l'œil assez exercé pour les reconnaître (1). De plus ces gisements s'épuiseront vite et ne dureront fatalement qu'une année, car une fois les vers blancs détruits en une localité il faudra plusieurs années pour qu'ils y apparaissent en grand nombre (2).

Sans doute, pendant quelques années, les gisements de momies ne seront que déplacés, surtout si l'on prend soin comme il convient d'infester artificiellement les endroits où les vers blancs pullulent et où la contamination se fera d'autant plus facilement que les vers trop nombreux pour l'espace qu'ils occupent seront dans les conditions les plus favorables au développement de la maladie.

Mais si l'emploi de l'*Isaria* se généralisait et si l'on faisait de ce cryptogame une application raisonnée, on arriverait rapidement à ne plus rencontrer de gisements naturels exploitables.

En effet, les fouilles faites pour extraire les momies contribuent beaucoup, comme l'a montré M. Le Moult, à l'expansion du cryptogame. La commune de Domfront distante de 10 kilomètres de Céaucé, fut rapidement infestée à la suite de l'exploitation du gisement trouvé dans cette dernière localité.

Nous devons donc nous préoccuper de remplacer les momies naturelles par les momies produites industriellement ou par des cultures sur milieux solides dont la dissémination pourrait se faire comme celle des momies naturelles et dont la production ne serait pas limitée à une saison déterminée.

Ce dernier avantage ne serait guère obtenu avec le procédé recommandé par M. Delacroix et qui consiste à infester les hannetons adultes : en infestant les insectes récoltés au moment du hannetonnage, on se procurerait, dit l'auteur, des foyers pour l'infestation des vers blancs qui écloront six semaines à deux mois plus tard.

(1) Cependant, en quelques mois, de semblables gisements ont été trouvés en un assez grand nombre de points de notre territoire, et plusieurs d'entre eux ont été immédiatement l'objet d'une exploitation commerciale. Outre le gisement de Céaucé exploité par M. Le Moult, nous pouvons citer ceux de Pré-en-Pail (Mayenne), de Boulay (Mayenne), de Montlignon (Seine-et-Oise), exploités respectivement par MM. Guerre, cultivateur, Venot, expert, et Clément Boitel, jardinier.

(2) Nous raisonnons dans l'hypothèse malheureusement très probable où la négligence de certains cultivateurs maintiendra en divers endroits des foyers de production du hanneton.

Outre l'inconvénient de ne pouvoir être exécutée qu'à une époque précise, l'infestation des hannetons adultes présente à notre avis plusieurs inconvénients. D'abord elle réussit assez difficilement lorsqu'on veut opérer en grand et sans précautions minutieuses. Le hanneton est protégé par une épaisse cuirasse de chitine qui s'oppose à la pénétration des hyphes du champignon. Sur 130 hannetons bien vivants qu'il a tenté d'infester, M. Delacroix lui-même n'a obtenu que 58 momies. De plus ces momies sont généralement moins compactes, moins pleines que celles obtenues avec les vers blancs. Elles fournissent donc moins de spores et par suite produisent moins d'effet utile. Enfin, nous avons établi ci-dessus que les spores ainsi obtenues sont moins virulentes que celles recueillies sur les vers blancs.

Les vers blancs fournissent pour l'infestation artificielle une matière précieuse parce que les momies ainsi obtenues sont riches en sclérote et que le champignon ainsi cultivé garde toute sa virulence.

Les momies naturelles ou artificielles présentent de plus cet avantage qu'en les plaçant à l'ombre et au sec on peut les garder vivantes à l'état de vie latente très longtemps, deux ans au moins, absolument comme on garde les bulbes de certaines plantes. A cet égard les momies sont supérieures aux spores dont la conservation est beaucoup plus difficile.

L'infestation peut se faire de la façon que nous avons indiquée ci-dessus ou par le procédé suivant recommandé par MM. Prillieux et Delacroix : On se sert de ces grandes terrines plates de terre cuite dans lesquelles les jardiniers font des semis. On les enterre dans un sol bien frais à l'ombre, on met dans le fond des terrines une couche d'environ un centimètre de terre trop peu profonde pour que les vers blancs puissent s'y cacher. On l'imbibe légèrement d'eau, puis on y dépose les vers que l'on saupoudre de spores d'*Isaria* et on recouvre les vases de planches sur lesquelles on met de la mousse mouillée. Dans ces conditions les vers ne souffrent pas d'être hors de terre. Au bout de quelques heures ils sont infestés, on peut les remettre en terre dans des pots avec de la terre ordinaire et les remplacer par d'autres dans les terrines.

Deux heures peuvent suffire pour opérer cette infestation d'après MM. Prillieux et Delacroix. En réalité il faut moins et plus. Moins

si l'on considère comme infesté tout ver recouvert de spores ; plus si l'on ne fait dater l'infestation que du moment où le spore a germé et pénétré dans le ver. Pour plus de sûreté il est donc utile de garder les larves un certain temps (quelques heures) hors du sol afin qu'elles ne puissent se débarrasser des spores dans leurs promenades souterraines.

Il est prudent aussi de ne transporter les larves dans les champs qu'après la constatation certaine de l'infestation. Aussi MM. Prillieux et Delacroix conseillent-ils de mettre les larves dans des pots après les avoir retirées des terrines. Dix à quinze jours après, les 4/5 des larves sont mortes ou infestées. On peut les utiliser dès ce moment, mais, comme nous l'avons dit, les momies ne sont pas encore fructifères, même lorsqu'elles sont déjà recouvertes par le duvet blanc caractéristique et l'effet utile ne peut se produire que quelques jours plus tard. MM. Fribourg et Hesse ont proposé pour faciliter l'adhérence des spores d'enduire les larves de blanc d'œuf. La précaution est inutile et plutôt même nuisible.

Ainsi qu'on peut s'en convaincre par ce qui précède, la momification artificielle des vers blancs n'est pas une opération très facile en grande industrie. Tout au moins exige-t elle certaines précautions assez délicates. En outre les vers blancs sont difficiles à transporter et à garder vivants en captivité ; enfin on ne peut les recueillir facilement en toute saison.

Pour tous ces motifs, il faut bien renoncer à employer d'une manière générale et exclusive ce mode de propagation du cryptogame. D'ailleurs le succès même de la méthode finirait par la rendre un jour ou l'autre impraticable, grâce à la raréfaction de la matière première. On pourrait, je pense, tenter d'utiliser en grand la propriété que nous avons constatée chez un grand nombre d'insectes (chenilles, etc) de s'infester plus ou moins facilement au contact par les spores d'*Isaria*. La matière première ne manquerait pas, mais il faudrait d'abord déterminer expérimentalement quelles espèces présenteraient le plus d'avantages, et pour cela il faudrait tenir compte de la régularité et de la perfection des momies plutôt que de la taille des insectes modifiés. Il n'y aurait nul inconvénient, et peut-être même trouverait-on certains avantages, à employer des insectes plus petits que les vers blancs, des chenilles de Noctuelles par exemple.

Peut-être aussi en faisant passer le champignon par des insectes qu'il n'infeste pas d'ordinaire, arriverait-on à exalter sa virulence et par suite à augmenter son effet utile.

Quoi qu'il en soit, et jusqu'à ce que ces vues théoriques aient reçu la sanction indispensable de l'expérience, force est bien de recourir aux cultures artificielles.

Pour des motifs d'ordre pratique très faciles à comprendre, nous croyons qu'il faut laisser complètement de côté les cultures faites sur la viande de veau arrosée de jus de pruneaux, telles que les recommandent MM. Prillieux et Delacroix. Le procédé serait passablement dispendieux et la difficulté d'obtenir en grand une stérilisation irréprochable transformerait bientôt l'usine en un charnier nauséabond. De plus, mis en terre, les morceaux de viande ne tarderaient pas à être dévorés par les insectes carnassiers et le champignon risquerait fort de disparaître en même temps.

Les cultures sur pomme de terre ou sur toute autre racine nutritive stérilisée sont beaucoup plus recommandables.

M. Le Moult estime que le contenu d'un tube peut être partagé en vingt morceaux. En employant quinze tubes à l'hectare (soit une dépense de quinze francs), on pourrait donc créer dans cet espace trois cents foyers d'infestation. Ces morceaux devront être enfouis à une profondeur de quinze centimètres au moins et les trous pourront être creusés à l'aide d'un piquet, puis rebouchés avec le pied ce qui permet d'opérer très rapidement (1).

Pendant les labours, il suffit qu'un enfant suive la charrue et laisse tomber dans les raies ces petits morceaux de culture en observant un espacement de trois mètres environ.

Il est bien clair que le chiffre donné pour la dépense à l'hectare est purement provisoire et que les cultures pourront être sans doute livrées à meilleur compte lorsque la production se fera plus largement.

Il est bon d'ajouter aussi que nous n'avons actuellement que des idées très peu précises sur la quantité de cultures ou de momies à

(1) M. Le Moult a donné plus récemment une autre évaluation d'après laquelle un kilogramme de culture serait plus que suffisant pour un hectare. Cette culture ayant été obtenue sur des morceaux de pommes de terre d'assez petite dimension, pesant un gramme environ et pouvant ensuite être séparés de la masse formée par le développement du champignon, on pourrait avec un kilogramme de culture créer dans un hectare un millier de foyers d'infection, en espaçant ces foyers de trois mètres environ.

employer pour une étendue donnée de terrain. Ce sont là des questions encore à l'étude et que l'expérience en grand permettra de résoudre au bout de quelques années.

Le procédé d'enfouissement des cultures présente sur l'épandage direct des spores l'avantage que le champignon continue à vivre et à fructifier pendant un certain temps sur son substratum comme il le ferait aux dépens du sclérote de la momie, tandis qu'en semant les spores avec une poudre inerte ou un liquide, un grand nombre d'entre elles peuvent germer et périr de suite sans rencontrer un terrain favorable à leur développement.

Enfin, comme nous l'avons dit et comme l'a très justement recommandé M. Le Moult, c'est surtout dans les endroits où les vers blancs sont très rapprochés qu'il convient de créer des foyers d'infestation.

Il est presque toujours possible dans les prairies, et même dans les terres labourées, de distinguer les points où pullulent les vers blancs, car leurs dégâts sont toujours très apparents.

Dans les prairies ravagées, le gazon s'enlève facilement : il suffira donc de soulever çà et là quelques mottes et d'étendre sur le sol mis à nu de la terre renfermant des spores, des momies ou des fragments de cultures.

Les meilleures époques pour créer les foyers d'infestation sont évidemment celles où les vers blancs remontent le plus près de la surface du sol, époques parfaitement déterminées par les belles observations de Reiset ; mais au point de vue économique il faut, comme nous l'avons dit, profiter autant que possible d'autres travaux pour se livrer à la dissémination de l'*Isaria* et le temps des labours ou des semailles répond suffisamment aux indications théoriques pour qu'on puisse fixer à ce moment les diverses opérations recommandées ci-dessus.

Nécessité d'une intervention de l'Etat. — Le 20 septembre 1891, M. Prillieux écrivait au *Progrès agricole* (**20**, p. 1463) : « Si le *Botrytis tenella* peut être employé utilement dans la pratique agricole, *il convient que la multiplication en soit faite par l'industrie privée* ».

Je ne suis nullement de cet avis et, malgré les tendances *liber-*

taires qu'on m'a souvent reprochées, soit en science, soit dans un autre domaine, je pense que s'il est des cas où le socialisme d'État s'impose d'une façon impérieuse, c'est dans les questions du genre de celles que nous étudions en ce moment, et dans celles qui touchent à l'hygiène publique.

Dès le début de nos recherches, un publiciste scientifique, M. E. Renoir, rendant compte dans le journal *La Liberté* des résultats obtenus en laboratoire et des espérances que pouvait faire naître le nouveau procédé de destruction du ver blanc, concluait en ces termes :

« Et puis après? Il faut un complément à ces promesses. L'État a un Institut agronomique, des Écoles spéciales, des moyens d'expérience et de contrôle puissants.

» L'agriculture a le droit d'exiger que l'on se serve en haut lieu de ces magnifiques véhicules, pour qu'en une campagne, — et pas dans cinq ou dix ans, — la destruction du ver blanc soit entreprise et *moralement imposée* ».

Ce fut pour nous l'occasion d'exposer nos idées dans une lettre qui fut publiée dans *La Liberté* du 27 août et dont nous croyons utile de reproduire ici les passages principaux :

Wimereux, 20 août 1891.

« Monsieur,

» J'ai lu, avant de quitter Paris, votre article dans *La Liberté* du 13 août sur l'*Isaria* parasite du hanneton. Le premier dans la presse, vous abordez un point très intéressant et, à mon avis, d'une importance capitale pour l'avenir de cette méthode rationnelle de destruction du ver blanc, je veux parler de l'intervention de l'État. Cette intervention me paraît nécessaire à deux points de vue :

» 1° Il est évident que si la lutte ne se poursuit pas partout simultanément, les cultivateurs qui détruiront les vers blancs dans leurs propriétés en seront pour leurs frais, puisque les hannetons nés dans la terre voisine viendront ravager leurs cultures. Le procédé doit être obligatoire comme l'échenillage. Si l'action morale dont vous parlez est insuffisante (et je crois qu'elle le sera), la récente loi sur la destruction des insectes et des cryptogames nuisibles autorise parfaitement l'État à imposer rigoureusement l'emploi de l'*Isaria*

quand cet emploi aura été rendu pratique par des expériences faites sur de vastes étendues de territoire :

» 2° La préparation des cultures d'*Isaria* n'est pas difficile : encore cependant exige-t-elle une certaine installation et des connaissances scientifiques que la plupart des agriculteurs n'ont pas. Si l'État se désintéresse de la question, il est à craindre que des industriels peu scrupuleux ou maladroits ne vendent sous le nom d'*Isaria* une moisissure quelconque absolument inefficace. Trompés par des charlatans, les paysans repousseraient bientôt systématiquement un remède excellent comme ils ont repoussé longtemps les engrais chimiques, après avoir essayé à tort et à travers des produits frelatés toujours vendus trop cher malgré leur bon marché.

» Ne croyez pas cependant que je réclame pour l'État le monopole de la production et de la vente de ce que vous appelez d'une façon pittoresque la *mort aux hannetons*.

» Voici ce que je proposerai :

» Le Ministre de la Guerre a eu l'excellente idée, pour initier les médecins militaires aux nouvelles méthodes bactériologiques, de les envoyer par séries successives suivre des conférences pratiques dans les laboratoires du Val-de-Grâce. Cette mesure a produit les meilleurs résultats. Le Ministre de l'Agriculture ne pourrait-il de même faire venir à Paris, les professeurs départementaux d'agriculture des régions intéressées à la destruction du ver blanc ?

» Ceux-ci se mettraient bien vite au courant des procédés à employer pour préparer rapidement et dans de bonnes conditions économiques des cultures pures d'*Isaria*. Ils pourraient ensuite former dans leurs départements le personnel nécessaire pour cette besogne, d'ailleurs très simple. Sans doute, même, ils ne tarderaient pas à perfectionner la technique en la pratiquant. Ils exerceraient de plus, une influence salutaire en aidant, en contrôlant les essais dus à l'initiative privée soit dans la préparation des cultures, soit dans leur application.

» Si ces idées vous semblent bonnes, vous pourrez les développer et les faire valoir auprès des lecteurs de votre journal. Ce sera, je crois, un service sérieux rendu à l'agriculture et je ne regretterai pas, si le succès confirme mon espoir, le temps que l'étude de cette question m'a fait dérober à mes recherches ordinaires de science pure ».

BIOLOGICAL LIBRARY

Depuis que nous avons écrit ces lignes, notre conviction n'a fait que s'accentuer.

M. Prillieux a appris lui-même à ses dépens les inconvénients qu'il peut y avoir, lorsqu'on occupe une situation officielle, à recommander, ne fût-ce que d'une manière vague, certains industriels dont on n'a pas suffisamment contrôlé la fabrication (**20**, 1891, p. 1463-1464). Vers le mois de septembre 1891, le laboratoire de pathologie végétale de l'Institut agronomique se trouvait dans l'impossibilité de répondre aux demandes de cultures d'*Isaria* qui lui étaient adressées. Cela était à prévoir et moi-même je m'étais trouvé dès le mois de juin dans le même embarras ; je n'avais pas d'ailleurs à ma disposition les ressources dont peut disposer M. Prillieux. Mais, même si les ressources de l'Institut agronomique étaient insuffisantes, il eût été préférable d'en demander de nouvelles à l'État et en tout cas de surveiller de près la production des spores dans les fabriques que l'on déclarait *à même d'en fournir au public*.

Que serait devenue la pratique si utile de la vaccination contre le charbon, quels résultats aurait donnés le traitement antirabique par inoculation préventive, si M. Pasteur n'avait gardé en quelque sorte le monopole de ces précieuses découvertes et n'avait surveillé lui-même ou avec l'aide de ses disciples immédiats l'application des nouvelles méthodes ?

Il y a quelques jours, M. Brown-Sequard s'est trouvé lui aussi dans l'impossibilité de fournir au public les extraits qu'il préparait avec le concours de son dévoué collaborateur D'Arsonval pour le traitement de diverses maladies. Mais il s'est bien gardé d'indiquer aux malades telle ou telle officine où ces produits seraient vendus avec sa garantie.

Dans des questions aussi délicates et surtout lorsque l'on se trouve encore dans la période de recherches et de tâtonnements, c'est assumer une lourde responsabilité et risquer de détruire d'une main ce que l'on essaie de bâtir de l'autre que de remettre entre des mains inhabiles ou trop intéressées l'exploitation de procédés insuffisamment étudiés. C'est prêter la main à tous les abus volontaires ou involontaires qui peuvent résulter de l'inexpérience des industriels et de la crédulité du public.

Nous avons vu d'ailleurs que, même dans la libre Amérique, là où la plus large part est laissée en toutes choses à l'initiative privée,

les États n'ont pas cru devoir se désintéresser des importantes recherches faites par les professeurs FORBES et SNOW pour utiliser contre les insectes nuisibles et en particulier contre la punaise des blés (*Chinch-bug*, *Blissus leucopterus* SAY) un cryptogame voisin de celui qui nous occupe (1).

Ce que fait l'État de Kansas, la France n'est-elle pas assez riche pour le faire à son tour? Entre les millions que nous coûtent chaque année le hanneton et l'effort à tenter il ne peut y avoir, comme on l'a justement dit, la moindre comparaison.

*
* *

X. ÉPIDÉMIES NATURELLES OU ARTIFICIELLES CAUSÉES PAR L'*ISARIA* DANS LES CHAMPS ET CULTURES.

Les plus anciennes épidémies d'*Isaria* d'une certaine étendue ont été observées, comme nous l'avons vu, en 1867, par J. REISET, en Normandie. Les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* du 30 décembre 1867 renferment un important mémoire du savant agronome dans lequel nous relevons cette phrase : « J'ai indiqué dans les tableaux de mes fouilles une destruction assez notable de *mans* trouvés morts et envahis par un *byssus*. » (C. R., t. LXV, p. 1137) (2).

Les tableaux, dont parle REISET, sont le résumé de fouilles nombreuses, très méthodiquement conduites aux environs de Gouville et surtout d'Écorchebœuf pendant l'automne de 1866. En utilisant ces précieuses données, on voit que la proportion des vers blancs infestés était d'environ 20 p. 100. Les momies se trouvaient à des profondeurs variant entre 8 et 75 centimètres, mais le maximum de vers parasités était généralement entre 30 et 35 centimètres.

(1) F.-H. SNOW. Experiments for the destruction of Chinch-bugs by infection (*Psyche*, vol. 6, n° 191, mars 1892).

(2) J. REISET. *Mémoire sur les dommages causés à l'agriculture par le hanneton et sa larve ; mesures à prendre pour la destruction de cet insecte.* La présentation de ce mémoire fut suivie d'une scène curieuse : un académicien ayant prétendu que les entomologistes n'avaient plus rien à apprendre des agriculteurs sur les mœurs du hanneton, reçut une verte leçon du vénéré CHEVREUL.

L'endroit où la proportion a été la plus forte est un espace de 3 mètres carrés de superficie, aux environs d'Écorchebœuf, fouillé le 27 décembre 1866 avec les résultats suivants :

Profondeur.	Vers sains.	Vers infestés.
—	—	—
0m 08	»	4
0 35	17	18
0 60	13	1
0 75	»	»
	30	23

Il est donc démontré qu'en 1866 le champignon du ver blanc était déjà commun dans la Normandie, d'où MM. Prillieux et Delacroix l'ont encore reçu en 1891.

M. Reiset ne s'était pas d'ailleurs rendu compte de l'importance de son observation et il ne paraît pas avoir démêlé la part qui revient au champignon dans la mort des vers blancs qu'il rencontrait envahis par les byssus. Il semble même attribuer en partie l'épidémie à l'influence des agents atmosphériques.

Hors de France, des épidémies plus ou moins étendues ont été observées vers la même époque, soit sur le ver blanc, soit sur le hanneton à l'état parfait. En 1869, Bail, à Mewe (Prusse), et de Bary, à Halle-sur-Saale, ont signalé brièvement ces épidémies en les attribuant, comme nous l'avons dit le premier, à un *Isaria* indéterminé, le second au *Botrytis bassiana*. Mais ces anciennes observations étaient presque complètement oubliées. Personne même n'en aurait parlé si nous n'avions pris le soin de les rappeler et si, à la suite de notre communication à la Société de Biologie, on ne s'était empressé de faire de la bibliographie par le procédé facile que nous avons critiqué ci-dessus (p. 37).

Il est donc tout à fait injuste d'écrire, comme le fait M. Delacroix : « M. Le Moult, *guidé par les données précédentes,* pensa qu'en cherchant avec soin il trouverait peut-être un champignon, etc. » (1) La vérité est que M. Le Moult, quand il commença ses recherches, ignorait complètement le mémoire de Reiset et, s'il lui

(1) Cette assertion est d'autant plus singulière que deux lignes plus haut (19, p. 8) M. Delacroix dit en parlant de l'observation de Reiset : « Le fait figure dans un tableau et n'est accompagné d'aucun commentaire. Depuis cette époque, *il avait été oublié* ». Il est vrai que M. Delacroix néglige aussi de dire par qui cet oubli a été réparé.

était réservé de réussir, c'est que, suivant les expressions de M. de Hennezel d'Ormois, il avait bien mérité la victoire dans la lutte acharnée et toute désintéressée qu'il a entreprise contre un des plus terribles ennemis de l'agriculture, le hanneton (**20**, 1891, p. 1520).

M. Le Moult s'est d'ailleurs empressé de faire ce que personne n'avait fait avant lui : il a suivi l'épidémie dans la station naturelle où elle s'était manifestée et il a cherché à se rendre compte de son extension.

« Nous avons pensé, écrivait-il quelques mois après sa découverte, que les observations faites sur le terrain même dans la prairie où nous avons rencontré le parasite du ver blanc présenteraient plus d'intérêt que les expériences faites en petit.

» M. Le Marchant, désirant purger sa prairie des nombreux vers qui s'y trouvaient, avait décidé de la faire labourer complètement dès les premiers jours de septembre. Nous lui demandâmes de réserver une zone d'environ 10 mètres carrés dans la partie contenant la plus grande quantité de vers malades : ce qu'il a bien voulu nous accorder. La partie épargnée par la charrue devait nous servir de champ d'expériences.

» La prairie n'a, d'ailleurs, pas été labourée et nous en donnerons tout à l'heure la raison.

» Nous sommes retourné à Céaucé le 10 septembre 1890 et avons fait pratiquer de nouvelles fouilles dans le terrain réservé.

» Ainsi que nous l'avons dit plus haut, nous avions constaté, au mois de juillet, que les vers atteints par le champignon représentaient environ le 1/10 des larves trouvées dans le terrain. Or, le 10 septembre, cette proportion se trouvait être bien plus considérable et était d'environ 65 à 70 %. De plus, les vers n'ayant pas encore succombé, présentaient une coloration différant essentiellement de ce que l'on remarque habituellement. Ce qui nous fit supposer que ces larves portaient déjà le germe de la maladie.

» Enfin, il n'est pas jusqu'à l'aspect général de la prairie qui n'eût subi une transformation complète.

» Au mois de juillet, l'herbe complètement flétrie n'adhérait plus au sol. Au mois de septembre, au contraire, et malgré la sécheresse, la prairie se trouvait complètement reverdie et l'herbe ne pouvait plus s'arracher à la main ; tandis que la prairie voisine, située dans les mêmes conditions sous le rapport de la nature du terrain, de la

pente, de l'arrosage et de l'exposition, était demeurée complètement desséchée : le gazon s'enlevait avec la plus grande facilité.

» Que conclure de cette observation ? Que le parasite s'étant multiplié dans la prairie de M. Le Marchant et la plupart des vers ayant succombé, les autres atteints eux-mêmes par le germe de la maladie sont devenus inoffensifs ; l'herbe a pu repousser, tandis que dans la prairie voisine les larves ont continué leurs ravages.

. . . . . .

» Le 28 septembre, nous avons fait de nouvelles fouilles dans le terrain réservé. Cette fois, il nous a été presque impossible de trouver des vers vivants, tandis que les vers parasités se rencontraient en grand nombre.

» Leur présence nous était toujours signalée par de longues traînées blanches formées par les filaments des champignons et s'écartant toujours de 7 à 8 centimètres du point de départ, et là nous trouvons le ver absolument couvert de cette végétation parasite à tel point que la tête seule apparaissait parmi toute la masse blanche.

» Nous avons également recueilli un certain nombre de vers déjà morts, mais ne laissant pas encore apercevoir le parasite. Toutes ces larves possédaient la coloration rosée que nous avons déjà signalée. Dès le lendemain, et bien que conservés dans une chambre sèche, ces vers laissaient voir du côté de la tête des taches blanches signalant la sortie des champignons. »

De nouvelles observations vinrent bientôt confirmer et généraliser les faits indiqués par M. Le Moult.

Dès le mois d'août 1891, M. P. de Hennezel d'Ormois rendait compte à son tour des remarques qu'il avait faites dans le département de l'Aisne, un de ceux qui ont le plus à souffrir des attaques du ver blanc.

« Aux premiers labours du printemps dernier, écrivait-il dans le *Progrès agricole*, on me dit que l'on trouvait des vers blancs *gelés* dans les terres situées sur le plateau qui domine le village d'Aumont ; mais la Providence ayant départi à chaque être créé une certaine dose d'instinct, je ne crus pas les vers blancs assez bêtes pour ne pas s'être mis profondément dans le sol à l'abri de toute gelée. Je me fis donc apporter des spécimens de ces vers prétendus gelés et, leur trouvant exactement la même apparence qu'à ceux que

j'avais reçus de M. Le Moult, j'en adressai quelques-uns à M. Le Moult et à M. Giard. Ceux-ci me répondirent que nous possédions bien chez nous le bienheureux champignon ; ce que l'expérience confirma bientôt, puisque, grâce aux renseignements de ces Messieurs, je réussis rapidement à contaminer tous les vers blancs sains que je mettais en contact avec les vers malades.

» Cela m'a amené à constater la présence de vers blancs infestés sur tout le plateau qui s'étend au sud de Laon (depuis Monampteuil jusqu'à St-Erme) et M. Lambin m'a signalé la même constatation faite par M. Cocher, horticulteur à Soissons, dans les terrains qu'il exploite.

» Je dois dire que je n'ai trouvé le ver blanc contaminé que sur le plateau dans les terres argileuses et jamais dans les terrains sablonneux de la vallée.

. . . . . .

» Enfin, je suppose que les vers contaminés ont fait leur office, puisque les terres qui étaient remplies de vers blancs au labour du printemps n'ont pas eu leurs récoltes abîmées par les attaques de ces larves. »

Peu de temps après (juin 1891), un de mes élèves de l'École Normale supérieure, M. Molliard, constatait sur le territoire de Presle (Seine-et-Oise) une épidémie assez étendue d'*Isaria densa* sur les vers blancs. Des constatations analogues ont été faites vers la même époque, d'après M. Prillieux, dans les départements de la Mayenne et de la Seine-Inférieure. Enfin, plus récemment (juillet 1892), j'ai trouvé, le long d'un talus, au bois de Meudon, une grande quantité de hannetons adultes momifiés par l'*Isaria*. Le parasite paraît donc répandu dans une grande partie de l'aire habitée par le *Melolontha* et l'on peut espérer trouver facilement des gisements de vers ou d'insectes parfaits infestés, ce qui n'est pas sans importance au point de vue pratique.

Une circonstance qui, je crois, doit beaucoup faciliter la dissémination des spores d'*Isaria*, est la présence d'Acariens parasites du ver blanc. Ces arachnides sont très abondants sur les larves de *Polyphyllo fullo* et j'en ai trouvé en diverses localités sur celles de *Melolontha vulgaris* ; leur action nocive directe est presque nulle, mais leurs piqûres peuvent fournir des portes d'entrée au mycelium de l'*Isaria* en même temps que les poils dont ils sont couverts

retiennent facilement les spores et en permettent le transport d'une larve à une autre. Pittaro (1828) et Robinet (1840) ont attribué à un petit Acarien rouge un rôle considérable dans la propagation de la muscardine du ver à soie et j'ai vu moi-même le *Trichodactylus anonymus* favoriser singulièrement la dissémination d'une Entomophthorée des chenilles de noctuelles *E. plusiae* (1). Il me semble donc que la constatation de l'existence des Acariens sur les vers blancs serait une indication favorable pour l'emploi de l'*Isaria*.

Il eût été intéressant de faire en grand et dans des conditions variées de saison, de terrain, etc., des expériences d'infestation artificielle conduites avec méthode et d'une façon rigoureusement scientifique. Mais pour cela, le concours de l'État eût été indispensable, car, dans un pays centralisé comme le nôtre, il faut peu compter sur l'initiative privée pour des entreprises de ce genre. Or, l'État, qui se préoccupe de tant de choses dans lesquelles son ingérence serait discutable, ne prête souvent qu'une assistance dérisoire aux recherches scientifiques, même lorsqu'elles permettent d'entrevoir des résultats pratiques d'une valeur considérable.

Cela étant, nous devons nous contenter de rapporter ici les tentatives, plus ou moins habilement dirigées, qui ont été faites de divers côtés pour utiliser le champignon parasite du ver blanc. Si, d'une part, les résultats favorables que nous avons à enregistrer doivent, en raison même de l'état de choses dont nous nous plaignons, être accueillis avec une certaine réserve, on est en droit d'affirmer, d'autre part, que le plus grand nombre des échecs enregistrés ne prouvent rien contre la méthode. On ne peut, en effet, attendre des cultivateurs, et même des agronomes les plus distingués, qu'ils réussissent du premier coup à tirer parti d'un procédé qui exigerait, pour être mis utilement en pratique, une série d'essais préalables assez délicats. Nous aurons soin, d'ailleurs, de discuter quelques-uns de ces résultats négatifs en nous appuyant sur les données scientifiques exposées ci-dessus.

Énumérons d'abord les essais d'infestation qui ont donné des résultats satisfaisants :

(1) A. Giard. Sur quelques types remarquables de Champignons Entomophytes (*Bulletin scientifique*, etc., 3e série, 2e année, 1889, pp. 203-204).

Les plus importants sont dus, comme on peut bien le penser, à l'initiative de M. Le Moult qui, avec une indomptable énergie, s'est efforcé de convaincre les cultivateurs avec lesquels il était en rapport et de les amener à essayer en grand l'infestation du ver blanc, soit au moyen de vers contaminés, soit au moyen de cultures artificielles.

A Céaucé, dans une prairie distante de 140 mètres des gisements des momies et qui était complètement indemne en 1890, le champignon se montre l'année suivante, grâce aux fouilles faites dans la commune. En mai 1891, dit M. Le Moult, la charrue ramenait à la surface du sol *une telle quantité de larves momifiées que la terre paraissait avoir été récemment chaulée.*

A Gorron, où, comme on le sait, M. Le Moult n'a pas rencontré le parasite à l'état naturel bien que le ver blanc y soit très abondant, les essais ont porté d'abord sur une pépinière de cinquante ares environ appartenant à M. Robichon, horticulteur. On employa des cultures artificielles et le traitement eut lieu en septembre 1891. Au commencement de mai 1892, la pépinière était à peu près débarrassée des vers blancs et l'épidémie artificielle se propageait avec intensité.

Chaque coup de bêche amenait à la surface soit une momie, soit une masse de poudre blanche provenant de la dissociation du cadavre et uniquement composée de spores.

Les expériences faites à Gorron sont nombreuses, mais il en est une surtout qui mérite d'être citée.

Au village de Verger, chez M. Recton fils, deux expériences furent faites en septembre 1891 : l'une dans une prairie située sur le côté droit du chemin de grande communication N° 7, de Gorron à Colombiers ; l'autre dans un champ situé à 150 mètres plus loin sur le côté gauche du même chemin.

Dans la partie ravagée de la prairie (50 ares environ), on avait créé 50 foyers d'infection (morceaux de culture sur pomme de terre et sur viande). Les vers blancs y étaient très nombreux. L'herbe s'arrachait à poignée.

« Aujourd'hui 30 mai 1892, écrivait M. Le Moult, cette prairie est magnifique, on n'y remarque plus aucune trace des ravages des larves.

» Mais le plus curieux, c'est qu'une parcelle située en face, de

l'autre côté de la route et qui n'avait pas été traitée, a profité de l'expérience faite dans la prairie, les spores y ayant sans doute été transportées par le vent.

» Je viens d'assister au labourage de cette parcelle. Les vers sains y sont encore nombreux, mais l'on trouve aussi des vers contaminés en très grande abondance (jusqu'à 60 par raie). J'ai déjà ramassé près de 2000 momies dans ce champ. Or, le travail n'est pas terminé et j'espère bien en recueillir plus de 4000 (la superficie de ce champ est d'un hectare environ).

» On trouve ces momies à divers états d'avancement ; les unes sont complètement envahies par le champignon qui s'est ramifié dans le sol ; la mort de ces insectes doit remonter au mois d'octobre dernier. D'autres larves sont bien recouvertes par le champignon, mais celui-ci n'est pas encore ramifié dans le sol ; la mort doit remonter à plusieurs semaines.

» Puis enfin l'on trouve en abondance des larves dont la mort ne date que de deux ou trois jours seulement. Elles prennent cette teinte rosée que j'ai indiquée comme caractérisant la maladie.

» Il est enfin certain que parmi les larves vivantes que l'on trouve dans ce terrain, un grand nombre sont atteintes et ne tarderont pas à périr ; les autres auront certainement le même sort avant la transformation.

» Dans le deuxième champ d'expériences, d'une superficie de un hectare, où nous avons créé environ 100 foyers d'infection, j'ai également trouvé des vers contaminés, mais en moins grand nombre ; d'ailleurs, les vers blanc y sont rares, le propriétaire du champ ayant toujours fait ramasser les larves après la charrue.

» Mais dans le champ voisin, où les vers étaient extrêmement nombreux, j'ai pu constater le fait déjà cité plus haut : abondance de vers contaminés aux différents états.

» Puis dans un autre champ un peu plus éloigné, j'ai encore constaté la maladie, mais n'ai pu trouver que des larves colorées : ce qui indique que le parasite ne s'y est introduit que tout récemment. Plus on se rapproche des parcelles traitées et plus les vers sont nombreux ; plus on s'en éloigne et plus les momies deviennent rares. »

Le 16 juillet 1891, M. Leizour, professeur départemental de la

Mayenne, écrivait au *Journal d'agriculture pratique* (t. II, N° 29, p. 74-75) :

« Nous touchons enfin à la destruction complète des vers blancs, turcs ou mans qui, depuis si longtemps, désolent les cultivateurs. L'œuvre est à peu près accomplie dans tout l'arrondissement de Mayenne, que nous avons récemment parcouru et sur les divers points duquel nous avons eu la satisfaction de constater, en même temps que la présence du champignon destructeur, l'arrêt complet des ravages occasionnés par la larve du hanneton.

» Partout cette larve travaillait encore activement il n'y a pas plus de trois semaines, et beaucoup de champs d'orge et de sarrasin ont eu à en souffrir ; puis tout à coup on a vu les récoltes atteintes reverdir ; les vers avaient disparu comme par enchantement! Cette disparition, attribuée par tous à une descente provoquée par les pluies et un abaissement très grand de la température, n'a été, au contraire, que la conséquence de la dissémination du champignon parasite et de la contamination des insectes.

» On les trouve aujourd'hui, à des profondeurs variables, morts et entourés de la moisissure caractéristique, ou mourants et présentant tous les caractères des vers atteints par le bienheureux champignon.

» Des essais exécutés en pleine terre, à la fin du mois de juin, nous permettent d'affirmer qu'il suffit d'introduire quelques vers contaminés dans les champs infestés du ver blanc, en ayant soin de les mettre en contact immédiat avec quelques vers sains pour obtenir rapidement la destruction de tous ceux qui existent dans le champ.

» Les agriculteurs chez lesquels le ver blanc n'est pas encore atteint par la maladie n'ont donc qu'à se procurer, le plus tôt possible, pour profiter des chaleurs de l'été et de l'automne, des vers contaminés avec leur champignon et à les répandre dans leurs champs où ils ne tarderont pas à accomplir l'œuvre de destruction après laquelle ils aspirent. »

La lettre de M. Leizour répond à une objection qu'il importait de prévoir. Étant donnée l'époque assez tardive de l'expérience, on pourrait se demander si les larves n'ont pas disparu uniquement par suite de leur transformation en nymphes. Mais dans ce cas on ne

s'expliquerait pas le reverdissement des récoltes qui suppose la cessation des ravages plusieurs jours auparavant, c'est-à-dire à une époque où les larves ne sont pas encore métamorphosées. De plus, et ceci est tout à fait péremptoire, M. Leizour a constaté la présence du champignon et des vers momifiés dans les champs infestés artificiellement.

Il est probable toutefois que si l'état de choses est si excellent dans l'arrondissement de Mayenne, c'est que les essais de dissémination artificielle de l'*Isaria* ont été largement aidés par des épidémies naturelles dues à ce cryptogame.

Un fait analogue a été observé par un agriculteur de la Loire-Inférieure qui avait tenté l'expérience à l'instigation de M. Le Moult. Il avait également enfoui des cultures dans une pièce de terre, mais au hasard, sans savoir si les vers blancs y étaient nombreux. Au moment des labours, il n'y a trouvé, dit-il, que des vers sains ; mais dans une pièce voisine, en labourant, il a trouvé une grande quantité de vers recouverts de la moisissure blanche, c'est-à-dire complètement momifiés. Comme dans le cas précédent, la contamination a été plus rapide parce que les larves se trouvaient en plus grande abondance.

M. de Hennezel d'Ormois, dans une lettre où il me rendait compte des observations d'épidémie naturelle relatées ci-dessus, me faisait part en outre d'une tentative heureuse d'infestation artificielle auprès de Laon. Nous reproduisons intégralement cet important document :

Aumont, par Hornoy (Somme), le 25 août 1891.

« Monsieur,

» Je vous suis bien reconnaissant d'avoir bien voulu m'adresser vos divers travaux sur le parasite du ver blanc....

» J'ai constaté la présence de vers blancs contaminés sur tout le plateau qui s'étend depuis Monampteuil jusqu'à St-Erme, au sud de Laon, et M. Lambin m'a signalé la même constatation faite par M. Cochet, horticulteur à Soissons, dans les terrains qu'il exploite.

» *Je n'ai trouvé le ver blanc contaminé que sur le plateau dans*

les terres argileuses, et jamais dans les terrains sablonneux de la vallée (1). Quand on a labouré ces terres argileuses au printemps, on retournait des masses de vers blancs et cela jusqu'à la fin de juin. Malgré cela, les récoltes qui avaient souffert des atteintes du ver blanc se sont remises et présentent une aussi bonne apparence que la saison le permet. J'en conclus donc que le champignon s'est propagé et que les vers blancs sont détruits. *J'ai fait mettre en juin dans quelques pièces de terre plantées en betteraves et remplies de vers blancs des cadavres contaminés et les betteraves n'ont souffert en rien des attaques des « mans ».*

» En grande culture, l'emploi *en poussière* des spores de champignons est infiniment plus pratique que la dissémination par l'eau, les liquides étant difficiles à transporter et à répandre.

. . . . . .

» P. DE HENNEZEL D'ORMOIS. »

Un résultat plus décisif encore m'a été signalé par M. CH. BABINET, conseiller à la Cour de Cassation, qui, dès mes premières publications sur l'*Isaria densa*, s'était vivement intéressé à mes recherches et m'avait encouragé à les poursuivre. Je cite le fait tel qu'il m'a été transmis :

Paris, 16 décembre 1891.

« ..... Mon fils, inspecteur des forêts à Tours, ayant enfoui, dans un carré de pépinière de deux ares, le 20 août, quatre ou cinq vers infestés, y a retrouvé, le 17 octobre, *cent cinquante vers au moins* momifiés par le champignon qui, d'ailleurs, étendait de tous côtés dans le sol ses cordons blancs de mycelium parfaitement visibles à l'œil nu....

» Ailleurs, que dans le carré de deux ares, le champignon ne s'est développé qu'après les pluies d'octobre. Les vers s'étaient enfoncés plus bas et on n'a rien constaté. Périront-ils quand ils remonteront ? »

. . . . . .

CH. BABINET,
Conseiller à la Cour de Cassation.

(1) Les passages en italique, dans ce document comme dans les précédents ou les suivants, ont été soulignés par nous.

Nous empruntons les exemples suivants à une conférence faite, le 27 février 1892, par M. Fribourg, ingénieur des arts et manufactures, devant la Société d'Agriculture de Melun (1).

M. Triboudeau, ancien élève de Grand-Jouan, écrit à M. Fribourg :

« J'ai complètement réussi dans l'essai que j'ai tenté ; mais avant de vous répondre j'ai voulu me rendre compte de l'efficacité du procédé. Hier, j'ai fait labourer la parcelle qui avait porté des betteraves et des carottes et dans laquelle j'avais créé des foyers d'infection. A chaque raie de charrue les laboureurs trouvent 3 ou 4 mans plus ou moins contaminés, les uns complètement recouverts du champignon destructeur, enveloppés comme dans un cocon blanc duquel se détachent en rayonnant les champignons du parasite cherchant une nouvelle victime. Les autres ont seulement les premiers anneaux de leurs corps attaqués par la terrible moisissure et affectent plus particulièrement la couleur violacée caractéristique.

» Chaque raie mesurant 100 mètres de long sur 0 m. 33 de large a donc montré 4 turcs détruits, ce qui représente un nombre de 1.200 par hectare. Il est incontestable que la charrue n'a pas mis à nu toutes les larves et que ce chiffre est un minimum ; nul doute donc que dans la période de trois ans, qui est nécessaire pour la transformation de la larve en hanneton, on ne puisse arriver à détruire tous les vers blancs.

» Veuillez agréer, etc.

» Triboudeau,

» Elève diplômé de Grand-Jouan, régisseur au Pont-Piétin, près Blaiz (Loire-Inférieure).

» 13 septembre 1891. »

M. E. Devaux, aux Lignières (Eure-et-Loir), écrit de son côté :

«.... Les corps de quelques vers blancs contaminés ont été répandus un à un dans une pièce de terre de neuf hectares plantée en betteraves, carottes et pommes de terre. La quantité de vers blancs y était incalculable ; ils m'ont détruit les quatre cinquièmes de ma récolte

(1) Voir aussi M. Buisson. Nouveau moyen de détruire les vers blancs et les hannetons. Compiègne, 1892, pp. 22 et suiv.

de pommes de terre et l'on a pu trouver à un seul pied quarante-deux vers. Pour ce motif, la récolte ayant été faite prématurément, les vers contaminés ont été mis après celle-ci terminée et voici ce que j'ai constaté :

» Lorsque vingt-trois jours après l'on a commencé les labours pour les blés, 75 à 80 % des vers retournés par la charrue étaient malades, les uns présentant tous les caractères indiqués dans vos instructions, les autres dans un état moins avancé mais suffisamment atteints déjà pour n'avoir plus la force de s'enfoncer en terre et mourant sur place. *Le succès était tellement évident que plusieurs personnes de ma commune sont venues ramasser des vers pour les mettre sur leur terres.*

» Dans mes betteraves le résultat a été bien inférieur et c'est à peine si 10 % des vers étaient atteints, quoique le labour eût été fait trois semaines ou un mois après celui des pommes de terre.

» Pour moi, en voici le motif : dans la portion plantée en pommes de terre, comme celles-ci venaient d'être arrachées, les vers se sont réunis, ont couru à la recherche de la nourriture et, par conséquent, ont répandu la maladie un peu partout ; dans les carottes et betteraves, au contraire, trouvant à leur portée tout ce qui leur était nécessaire, ils n'ont pas bougé, car le ver blanc est essentiellement sédentaire.

» J'en conclus, par conséquent, qu'il est préférable d'ensemencer avec les spores les terres privées de récoltes et venant d'être labourées, la contamination se produisant alors presque instantanément.

» Un dernier mot, en terminant, pour répondre aux craintes qui m'avaient empêché d'essayer le *Botrytis tenella* dès son apparition, craintes que je sais être partagées par un grand nombre de personnes. Environ 250 à 300 poules ont, selon leur habitude, accompagné les deux charretiers pendant tous les labours ; ce qu'elles ont consommé de vers blancs est incalculable et pas une n'est indisposée. C'est, je crois, la preuve évidente que ces spores ne présentent aucun danger pour les autres animaux.

» E. Devaux.

» *La Bazoche*, 19 nov. 1891. »

M. de Bossoreille, propriétaire aux environs de Segré en Maine-

et-Loire, a remarqué également que la maladie se transportait à plus d'un kilomètre de l'endroit qu'elle avait contaminé.

En présence de ces constatations émanant de personnes absolument dignes de foi et expérimentant souvent à de grandes distances les unes des autres, on ne peut nier que, dans certaines conditions tout au moins, l'emploi de l'*Isaria* ait donné des résultats très favorables et très encourageants.

Cependant, comme nous l'avons dit, les échecs ont été également très nombreux. Nous n'entendons nullement les dissimuler ; nous avons cherché, au contraire, à connaître les plus importantes parmi ces expériences malheureuses et à démêler, autant que possible, les causes auxquelles on peut attribuer l'insuccès.

Je laisse complètement de côté dans cette discussion les essais d'infestation en petit (en pots, caisses de petite dimension, etc.). Tout ce que nous avons dit antérieurement prouve d'une façon surabondante que les insuccès en pareilles conditions tiennent uniquement à la maladresse et à l'ignorance des expérimentateurs. Même en des mains absolument inexpérimentées, le succès de ces essais est *certain*, si l'on se conforme aux indications que nous avons données et si l'on opère avec des spores de bonne qualité.

Mais nous accordons volontiers que ces expériences en petit ne sont nullement suffisantes pour justifier l'emploi du cryptogame dans les champs. On sait parfaitement que des animaux confinés dans des locaux étroits et placés dans des conditions anormales de nutrition sont beaucoup plus facilement infestés par les parasites et perdent pour la plupart la résistance ou l'immunité dont ils pouvaient jouir dans leur état de vie naturelle.

C'est pourquoi nous tenons le plus grand compte des expériences faites en pleine terre et nous cherchons à nous expliquer les résultats négatifs constatés par certains expérimentateurs ayant opéré dans ces conditions.

Au premier rang, parmi ceux-ci, nous placerons les observations faites par un agronome très distingué, M. Jean Dufour, professeur à l'Institut agricole de Lausanne (1).

(1) J. Dufour. Note sur le *Botrytis tenella* et son emploi pour la destruction des vers blancs (*Bull. Soc. Vaud. sc. nat.*, XXVIII, p. 106), 1891. Un article résumant les essais de M. Dufour a paru aussi dans la *Chronique agricole du canton de Vaud*, numéro de novembre 1891.

Les essais d'infestation en pleine terre tentés par M. J. Dufour sont au nombre de quatre désignés respectivement par les lettres H, I, J, K. Les expériences H et I méritent à peine le nom d'essais en grand. Il s'agit, en effet, de vers sains introduits en petit nombre (quinze et trente) dans des carrées de salade et à quelque distance desquels on plaçait des vers infestés. Ce sont là évidemment des conditions bien différentes des conditions naturelles et il est même étonnant de constater que dans l'expérience I, six vers sur trente furent retrouvés infestés au bout de deux mois et demi environ. Les vers mis en expérience étaient de *gros* mans qui, trouvant une nourriture abondante dans les pieds de salade près desquels on les introduisait, ne devaient guère se déplacer beaucoup. Ils constituaient, d'ailleurs, une population peu dense pour l'espace qu'on leur attribuait et je ne vois guère comment l'infestation aurait dû se propager de proche en proche.

Dans l'expérience H l'infestation fut faite au moyen d'un seul ver blanc momifié ! (était-il à l'état sporifère ?) Dans l'expérience I, on place à l'extrémité du carré de laitue vingt vers vivants infestés au moyen d'une culture de M. Prillieux et on *arrose largement !* Je le répète, une seule chose m'étonne, c'est que dans cette dernière expérience on ait retrouvé six vers envahis par la moisissure et je suis porté à croire que ces six vers appartenaient au lot des vingt vers traités artificiellement avant leur mise en terre plutôt qu'à la série des trente vers mis dans le voisinage des laitues.

L'expérience J n'est guère mieux conduite. Elle fut faite le 4 août 1891 chez M. Francillon, pépiniériste à Lausanne. Le terrain était planté de jeunes pieds de lilas entre lesquels croissaient des salades. *Plusieurs centaines de petits vers blancs de l'année* y furent introduits ; quelques-uns furent infestés de la même façon que dans l'essai précédent : *résultat absolument nul.* Aucun ver momifié ne fut retrouvé, aucune trace de moisissure n'existait dans le sol.

Ici encore le résultat est tel qu'on pouvait l'attendre. Nous avons vu, en effet, que l'*Isaria densa* ne peut se développer convenablement au niveau du sol où vivent les vers blancs dans le jeune âge. Nous savons en outre que les vers jeunes sont rarement infestés. De plus, dans cet essai comme dans les précédents, les vers blancs introduits artificiellement dans une culture maraîchère ne peuvent être considérés comme vivant dans leur état normal.

Un dernier essai K sur une plus grande échelle, fut tenté à Martigny au commencement d'août. Les vers blancs faisaient alors des ravages considérables dans les prairies ; sur de grandes étendues, le gazon était complètement brûlé et se laissait enlever par plaques, découvrant par mètre carré 40, 50 vers blancs et plus. Les conditions étaient donc excellentes pour un essai, dit M. Dufour : grande abondance de vers blancs tout près de la surface du sol, *terrain d'alluvion sablonneux* facilement perméable au champignon et permettant au ver blanc de voyager aisément. Sur plusieurs points, des vers blancs furent rassemblés infectés au moyen de cultures Prillieux et de débris de vers momifiés, puis soigneusement *recouverts de gazon.* Au bout *d'une quinzaine de jours* M. Orsat, président de la Société d'agriculture de Martigny, constatait que les ravages des vers blancs continuaient de plus belle et que l'essai n'avait donné aucun résultat positif. Le 26 octobre, près de trois mois après le début de l'expérience, l'herbe n'avait pas reverdi dans les places contaminées. Cependant M. Dufour trouva sept vers *momifiés* dans l'une des prairies ; *trois de ces vers étaient à environ 8, 12 et 20 mètres de la place où les premiers vers avaient été infestés.* De nombreux vers vivants existaient encore dans le même périmètre. Ainsi *résultat partiel mais insuffisant.*

Cette expérience est certainement de beaucoup plus importante que les précédentes. Nous avons cependant souligné certains passages qui méritent qu'on s'y arrête : 1° un terrain sablonneux n'est nullement favorable à la propagation du champignon, contrairement à ce que pense M. Dufour. Nos expériences ont montré au contraire qu'il fallait peu compter sur la transmission de l'*Isaria* dans les sables et les observations de M. de Hennezel d'Ormois aux environs de Laon sont une confirmation de notre opinion sur ce point ; 2° avec le mode d'infestation employé, il était absolument inutile de faire des recherches au bout de quinze jours ailleurs que dans les endroits mêmes où l'on avait placé les vers infestés. Ceux-ci ayant été placés en terre vivants, c'est à peine s'ils pouvaient au bout de quinze jours avoir subi la momification complète et commencer à donner des hyphes externes ; 3° les vers infestés, par conséquent déjà malades et les débris de momies ont été placés à la surface du sol puis recouverts de gazon. Pour obtenir un résultat meilleur, il eût fallu les enterrer à une profondeur de 25 à 30 cent. environ.

Néanmoins, malgré toutes ces circonstances défavorables, M. Dufour reconnaît lui-même que l'expérience a donné un *résultat partiel au bout de trois mois seulement.* Il serait intéressant de savoir si la propagation du champignon déjà constatée à *8, 12 et 20 mètres du foyer d'infection* n'a pas continué depuis et si les prairies de Martigny n'ont pas repris en 1892 leur ancien aspect.

Plus récemment, M. Dufour est encore revenu sur cette question. De nouveau, il signale des expériences faites sans succès dans des pots à fleurs ou autres vases de petite dimension par diverses personnes auxquelles il avait envoyé des échantillons de parasite. Ces expériences, comme nous l'avons dit, ne prouvent que la maladresse des opérateurs ou la mauvaise qualité des matières employées pour les infestations (momies ou cultures).

M. Dufour constate aussi que dans un endroit voisin de ceux où il avait tenté des essais l'année précédente (au Champ de l'Air) de jeunes vignes américaines plantées à l'état de bouture à un œil ont beaucoup souffert des ravages du ver blanc. *Donc,* dit-il, *le parasite ne s'est pas propagé de lui-même pendant le courant de l'hiver comme on nous le faisait espérer !*

J'ignore qui avait pu donner à M. Dufour d'aussi belles espérances. Mais je ne sache pas que la moyenne de la température des hivers en Suisse soit de 10° à 20° au-dessus de zéro et, au-dessous de 10°, l'*Isaria* végète péniblement ou même ne végète pas du tout ; il était donc absolument chimérique de compter sur la propagation du cryptogame dans de pareilles circonstances.

Nous avons cru devoir discuter en détail les communications de M. Dufour, parce qu'elles émanent d'un homme compétent et très expert en agriculture. Mais ce serait perdre notre temps et faire injure à nos lecteurs que de nous arrêter à l'examen de certains résultats négatifs signalés dans divers journaux agricoles ou autres et qui émanent d'observateurs aussi ignorants des mœurs du hanneton que de la façon dont végètent dans la nature les champignons parasites.

M. Le Moult a d'ailleurs fait justice de ces essais tentés dans des conditions absolument fantastiques. Après avoir rappelé que les expériences faites pendant l'hiver, soit en plein air soit dans des appartements non chauffés, devaient fatalement échouer, il observe avec juste raison que la rapidité de la propagation de la maladie ne

dépend pas seulement de la quantité de culture enfouie, mais bien aussi du nombre de larves que renferme le sol, et il aurait pu dire aussi de l'âge de ces larves et de leurs conditions d'existence.

*
* *

XI. RÉPONSES A QUELQUES OBJECTIONS.

L'Isaria densa peut-elle nuire à des animaux domestiques ou utiles ? Nous avons vu que les animaux sauvages respectent en général les insectes envahis par les champignons entomophytes alors même qu'ils ne se nourrissent pas exclusivement de proies vivantes. Mais les animaux réduits à l'état de domesticité sont souvent moins délicats que leurs congénères vivant en liberté et l'on pouvait se demander si les poules dont on connaît l'avidité pour les vers blancs ne mangeraient pas également les momies et ne courraient pas le risque de s'empoisonner. Nous avons vu que rien n'est à craindre de ce côté (Voir expérience Devaux, p. 99).

Du reste, bien que nous n'ayons pas fait d'expériences assez nombreuses et surtout à doses suffisantes, nous sommes porté à admettre l'innocuité du sclérote de l'*Isaria* ingéré par l'homme ou les animaux supérieurs.

Diverses personnes, plus ou moins au courant des travaux de Darwin sur les vers de terre, m'ont demandé si le champignon du hanneton n'amènerait pas la destruction des lombrics. Rien non plus n'est à craindre de ce côté. La couche de mucus qui revêt le corps de ces animaux suffit à empêcher toute introduction des spores et les lombrics morts ou blessés pourraient seuls servir de milieux de culture pour l'*Isaria* s'ils n'étaient déjà envahis par une foule de bactéries et de cryptogames parasites.

Il est cependant un animal utile pour lequel on pourrait craindre plus raisonnablement la contagion de l'*Isaria densa*. C'est le ver à soie qui, ainsi que nous l'avons dit, est exposé à subir la contagion du parasite du hanneton. Mais nous avons vu que cette contagion ne s'établissait facilement qu'au bout d'un certain temps et que, de plus, les vers à soie momifiés n'émettaient d'hyphes fructifères que

dans des conditions d'humidité rarement réalisées dans les magnaneries.

Les départements ravagés par le hanneton ne sont pas d'ailleurs en général ceux où l'on élève le ver à soie.

Enfin M. Puille, Professeur d'agriculture à Nyons (Drôme), qui a particulièrement porté son attention sur ce point, croit que les craintes émises au sujet de la contagion possible sont fort exagérées. Il pense au contraire que les vieilles litières des magnaneries infestées par la muscardine de Bassi, contribuent à empêcher le développement du hanneton dans les départements séricicoles (en particulier Drôme et Vaucluse).

« Voici, dit-il, les conclusions de mes recherches sur plusieurs parcelles de terre ayant la même composition chimique, présentant les mêmes qualités physiques et soumises au même assolement : ces terres ont été attentivement examinées. Cet examen nous a révélé que les unes renfermaient des quantités assez considérables de larves de hanneton, tandis que d'autres terres, à tous les points de vue identiques, ne contenaient aucun ver blanc. De plus, il m'a été affirmé par les possesseurs de ces dites terres, que depuis un temps immémorial, ils n'avaient constaté dans certains terrains aucune trace de larve, tandis que d'autres parties du sol en étaient périodiquement infestées. Après de minutieuses recherches, dans l'espèce, voici comment je crois pouvoir expliquer ces assertions. — Si dans le premier cas, le sol est indemne de vers blancs, c'est que chaque année et, depuis longtemps, les éducateurs de vers à soie fument ce terrain avec la litière provenant des magnaneries. Or, comme ces déjections sont toujours pourvues d'une certaine quantité de muscardine (*Botrytis bassiana*) présentant une très grande similitude avec le parasite du hanneton (*Botrytis tenella*), il est à présumer que l'affection muscardinique des vers à soie se perpétue et se dissémine dans le sol et arrive à contaminer ce coléoptère redoutable appelé larve du hanneton.

» Quoi qu'il en soit, il est à remarquer que les terrains de la région, non fumés avec la litière des vers à soie, sont souvent envahis comme dans certains centres non séricicoles, par la larve du hanneton. »(1).

(1) *Progrès agricole*, 24 juillet 1892.

L'Insaria densa répandue à profusion dans le sol ne pourrait-elle envahir les végétaux cultivés ? — L'objection a été faite de divers côtés et elle mérite qu'on s'y arrête. Tous les naturalistes qui ont étudié ce cryptogame ont été frappés comme nous de la facilité avec laquelle on peut le cultiver en saprophyte sur des milieux très divers et en particulier sur les tiges et les racines de végétaux utiles (pomme de terre, navet, carotte, etc.). On peut donc se demander si dans sa vie souterraine, dans le cas surtout où il ne rencontrerait pas de larves de hannetons à infester, l'*Isaria* ne se développerait pas aux dépens de nos plantes cultivées. Les exemples ne manquent guère de champignons ordinairement saprophytes qui, dans des circonstances données, se sont transformés en véritables parasites des végétaux. De Bary a cité entre autres certaines espèces de *Mucor*, *Pythium*, *Nectria*, *Agaricus*, etc. (1).

Le cas de *Botrytis cinerea*, si bien élucidé par Kissling, et celui du *Cladosporium herbarum*, étudié par Corda, Frank, Lopriore et plus récemment par Janczewski, sont particulièrement intéressants à notre point de vue. En effet, *Botrytis cinerea* est une forme relativement voisine du parasite du hanneton et *Cladosporium herbarum* appartient à un groupe où, comme l'a rappelé récemment M. Gaillot (2), nous avons signalé, il y a quelque temps, des espèces entomophytes (3).

Nous estimons néanmoins que la crainte de voir l'*Isaria* entomophyte devenir parasite des végétaux n'est nullement justifiée.

Il ne faut pas oublier que les cultures de laboratoire sont faites sur des morceaux de pomme de terre, navet, etc., pelés et chauffés à une haute température pour la stérilisation, ce qui modifie singulièrement l'organisation et la résistance des éléments cellulaires de ces végétaux. De plus, la stérilisation met l'*Isaria* à l'abri de la concurrence des bactéries et des autres champignons dont les spores

(1) De Bary. Comp. Morph. and Biol. of the Fungi, pp. 379-380.

(2) A. Giard. Sur les Cladosporiées entomophytes, nouveau groupe de champignons parasites des Insectes. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 29 juin 1891.

(3) Le *Cladosporium herbarum* lui-même peut, dans certains cas, vivre en entomophyte si, comme nous le pensons, contrairement à l'avis de Saccardo, le *Cladosporium aphidis* Thüm n'est qu'une variété de cette espèce très polymorphe : *Cladosporium herbarum* Link, var. *aphidis* Fückel.

abondent dans l'atmosphère et dans le sol. Si par suite d'un affaiblissement, d'un état malatif ou d'un traumatisme quelconque, de la morsure d'un insecte ou d'un limaçon par exemple, une racine cultivée présentait une porte d'entrée pour les cryptogames, cette racine serait bien vite envahie par une foule de bactéries et autres champignons au milieu desquels l'*Isaria* ne parviendrait pas sans doute à se faire une place. En fait, on ne le trouve jamais à l'état naturel sur les racines en décomposition et chaque fois qu'on l'a observé sur des débris végétaux, ces derniers se trouvaient dans le voisinage d'un cadavre d'insecte momifié ; dans ces cas, il s'agit toujours d'ailleurs de débris morts et nullement de plantes vivantes.

Il est très probable que le groupe des Isariées entomophytes a perdu depuis très longtemps la propriété qu'ont dû posséder ses ancêtres de vivre en parasites sur les végétaux et qu'ils ne peuvent remonter dans cette direction au-delà de l'état saprophyte (1). L'état entomophyte représente pour ces champignons l'*optimum* biologique actuel : c'est en effet sur les insectes qu'ils présentent leur appareil fructifère le plus élevé (périthèces et asques).

Il en est tout autrement pour les Cladosporiées. Nous avons déjà montré que les Cladosporiées entomophytes sont des parasites peu dangereux pour les insectes qu'ils n'infestent souvent que *post mortem* ou tout au moins dans les moments d'affaiblissement et en général sans les faire périr très rapidement. D'autre part Janczewski vient de prouver dans un travail très intéressant (2), que le *Cladosporium herbarum* dont on avait tant et vainement cherché l'état ascosporé ne prend cet état que lorsqu'il vit en vrai parasite sur les végétaux (seigle et blé). Pour les Cladosporiées l'état biologique *optimum* est dont l'état épiphyte (parasite sur les végétaux vivants) ; mais ils ont une grande tendance à devenir saprophytes et même ils peuvent s'essayer à la vie entomophyte. Dans ce cas le champignon ne produit pas de périthèces et se multiplie exclusivement par des formes conidiales très variées à la vérité (3).

(1) Nous renvoyons le lecteur à l'explication que nous avons donnée ailleurs du parasitisme épiphyte des *Torrubia ophioglossoides* et *capitata*. V. *Bulletin scientifique*, etc., t. XX, 1889, pp. 129,130.

(2) Janczewski. Polymorphisme du *Cladosporium herbarum* Link. *Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie*, Déc. 1892. — Les spermogonies de *Cladosporium* rentrent dans le genre *Phoma*, les pycnides dans le genre *Septoria*, enfin les périthèces représentent *Leptosphaeria tritici* Passerini.

(3) Une pycnide paraît avoir été observée sur *Cladosporium* parasite de *Tetraneura rubra*, le puceron des galles rouges de l'Orme. M. Cornu et Ch. Brongniart, Champignon observé sur un insecte. (*Association pour l'Avancement des Sciences*, Congrès d'Alger, 1881, p. 592, Pl. IX).

Il existe, on le voit, une différence importante entre les deux grands ensembles d'Ascomycètes entomophytes et nous nous proposons de développer dans un travail ultérieur les considérations que nous ne pouvons qu'esquisser ici d'une façon trop sommaire.

Dans tout ce qui précède, pour ne pas dépasser la portée des faits observés, nous avons employé constamment les mots d'*Isariées* et *Cladosporiées* entomophytes. Mais il nous paraît très probable que ces désignations devront être bientôt remplacées respectivement par celles d'*Hypocréacées* et *Sphériacées* entomophytes.

Pourquoi l'Isaria n'a-t-il pas, depuis qu'il existe, fait disparaître complètement le ver blanc et par suite le hanneton ? — Quelque bizarre que cette question puisse paraître aux hommes de science, elle m'a été posée tant de fois par les agriculteurs et autres gens pratiques que je crois devoir y répondre en quelques mots. Si M. Reiset, nous écrit-on, a constaté l'existence de nombreuses momies de vers blancs en Normandie en 1867, comment se fait-il qu'il y ait encore des vers blancs en Normandie ? C'est à peu près comme si l'on demandait pourquoi il y a encore des Anglais à Londres malgré la peste de 1665 ou des Français à Paris après les diverses épidémies de choléra qu'a subies notre capitale. Les parasites sont soumis, comme tous les êtres vivants, à une foule de conditions éthologiques très complexes qui peuvent leur être favorables ou défavorables. Il en est de même pour les hôtes qu'ils infestent et lorsque, par une coïncidence assez fréquente, à des conditions défavorables pour l'hôte correspondent des conditions favorables pour le parasite, celui-ci exerce son maximum d'action. L'une des conditions les plus favorables au développement d'un parasite est la multiplication excessive de l'espèce infestée, car par suite même de cette multiplication exagérée, cette dernière se trouve dans l'impossibilité de se nourrir suffisamment et dans un état d'équilibre biologique instable. Or, l'année 1866, où observait Reiset, était une année où le ver blanc abondait, car l'année 1865 avait été une année à hannetons. D'où les ravages plus intenses de l'*Isaria* sur cette population exubérante de larves. Il est évident que dans la nature, les choses étant abandonnées à elles-mêmes, l'équilibre se rétablit facilement entre l'insecte et son parasite. Mais il n'en serait plus de même si l'homme prenait soin de favoriser ce

dernier avec le même zèle qu'il met (ou plutôt qu'il commence à mettre) à combattre ses propres ennemis, les microbes infectieux (1). Si chaque année, en temps opportun, on introduisait à nouveau dans les terres envahies par les vers blancs d'abondantes spores d'*Isaria*, on agirait comme agissent en temps d'épidémie les immigrants atteints par le mal qui viennent à chaque instant raviver le foyer de l'infection dans les grandes villes. On créerait des conditions analogues à celles dans lesquelles vivent les malheureuses populations des centres infestés d'une façon permanente par le paludisme. En un mot, on arriverait, et c'est la seule prétention que l'homme puisse avoir, à réduire à leur minimum d'action nuisible les terribles ravageurs qu'on a pu appeler « l'incomparable fléau de l'agriculture. »

Ainsi serait accomplie la parole du Prophète :

« Et je vous rendrai les années de récoltes dévorées par les criquets, *les vers blancs*, les chenilles, la nielle, toute la grande armée des parasites envoyés contre vous. »

Paris, 31 Décembre 1892.

*
* *

XII. LITTÉRATURE.

1. 1809. H. F. Link, Observationes in ordines plantarum naturales *Mag. des Am. d. sc. nat. de Berlin*, t. III, p. 13.
2. 1816. C. G. Nees von Esenbeck, System der Pilze und Schwämme, Würzb, 4° 46 pl.
3. 1820. H. F. Link, Ueber die Gattung *Sporotrichum* in *Jahrbücher der Gewæchskunde herausg. von* K. Sprengel, A. H. Schrader *u.* H. F. Link, t. I, p. 172.
4. 1822. Persoon, Mycologia Europæa, I, p. 72 et p. 75.
5. 1867. J. Reiset, Mémoire sur les dommages causés à l'agriculture par le hanneton et sa larve; mesures à prendre pour la destruction de cet insecte. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, 30 décembre 1867.

(1) Voir le mémoire de Forel cité plus haut p. 73, note 2.

6. 1869. De Bary, Zur Kenntniss insektentödtender Pilze, *Botan. Zeitung*, N° 37, p. 603.

7. 1886. Saccardo, Sylloge fungorum, Hyphomycetes.

8. 1890. Le Moult, Le parasite du hanneton. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 3 novembre 1890, t. CXI, p. 653.

9. 1891. A. Giard, Sur un *Isaria* parasite du ver blanc. *C. R. hebdom. de la Société de Biologie*, 11 avril 1891.

10. 1891. Prillieux et Delacroix, Le champignon parasite de la larve du hanneton. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 11 mai 1891, t. CXII, p, 1079.

11. 1891. Le Moult, Le parasite du hanneton. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 11 mai 1891, t. CXII, p. 1081.

12. 1891. Giard, L'*Isaria* parasite de la larve du hanneton, *C. R. de l'Acad des Sc.*, séance du 1er juin, t. CXII, p. 1270.

13. 1891. Giard, Observations et expériences sur le champignon parasite de l'*Acridium peregrinum*. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 20 juin.

14. 1891. A. Giard, Sur la transmission de l'Isaria du ver blanc au ver à soie. *C. R. de la Société de Biologie*, 27 juin 1891.

15. 1891. A. Giard, Nouvelles recherches sur le champignon parasite du hanneton vulgaire (*Isaria densa* Link), *C. R. de la Société de Biologie*, 18 juillet 1891.

16. 1891. Prillieux et Delacroix, Sur la muscardine du ver blanc. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 20 juillet 1891, t. CXIII, p. 158.

17. 1891 A. Giard, Sur l'*Isaria densa* Link, parasite du ver blanc. *C. R. de l'Académie des Sciences*, 3 août 1891, t. CXIII, p. 269.

18. 1891. Le Moult, Le parasite du hanneton. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 3 août 1891, t. CXIII, p. 272.

19. 1891. G. Delacroix, *Le hanneton et sa larve, les moyens empiriques de destruction, la moisissure parasite.* — Extrait du *Journal d'Agriculture pratique.* (Nos des 23 et 30 juillet, 6 et 13 août 1891).

20. 1891-92. G Raquet, Le Moult, Fribourg et Hesse, de Hennezel-d'Ormois, Gaillot, etc. *La destruction du ver blanc*. Documents et controverses, dans le *Progrès agricole* dirigé par G. Raquet, N°s 214 (23 août 1891), 216 (6 septembre 1891), 218 (20 septembre 1891), 222 (18 octobre 1891), 225 (8 novembre 1891), 253 (22 mai 1892), 256 (12 juin 1892).

21. 1891-92. J. Dufour, Le champignon parasite des vers blancs. *Chronique agricole du canton de Vaud*, novembre 1891 et août 1892. Voir aussi *Bull. soc. Vaud, sc. nat.*, XXVIII, 106.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Hanneton adulte infesté par l'*Isaria densa* (Bois de Meudon).

Fig. 2. — Momie de ver blanc venant d'un terrain sec (Presles, Seine-et-Oise).

Fig. 3. — Momie avec hyphasmates (Céaucé, Orne).

Fig. 4 et 5. — Vers à soie momifiés par *Isaria densa* et placés depuis huit jours en chambre humide.

PLANCHE II.

Fig. 1. — Culture sur plaque d'*Isaria densa* âgée de 5 jours.

Fig. 2. — Culture sur gélatine âgée de 10 jours.

Fig. 3. — Culture sur pomme de terre âgée de 10 jours.

Fig. 4. — *Psyche* envahie par une *Isaria* à spores rondes (Probablement *Isaria farinosa*)

Fig. 5 et 6. — Vers à soie momifiés. Le ver représenté fig. 6 a pu filer son cocon avant de mourir.

PLANCHE III.

Fig. 1, 2 et 3. — Éléments du sclérote d'*Isaria densa.*

a, cellules à glycogène ; *b*, cellules à granules graisseux ; *m*, *n*, passage des sclérotes aux hyphes extérieures.

Fig. 4. — Fragment d'une culture jeune d'*Isaria.*

h, hyphes stériles ; *c*, spores.

Fig. 5. — Fragment d'une culture plus âgée.

c, spores ; *g*, glomérules fructifères.

Fig. 6. — Racine de phanérogame dont les radicelles sont couvertes de spores d'*Isaria.* (Prétendues spores endogènes de Le Moult).

r, racine ; *f*, radicelles ; *p*, corps étrangers ; *i*, spores ; *e*, amas de spores.

PLANCHE IV.

Fig. 1. — Coupe longitudinale à travers un segment transversal du cylindre momifié, placée en chambre humide pendant deux jours.

scl, sclérote ; *cut*, cuticule ; *m*, hyphes extérieures ; m_1, hyphes développées à la surface du segment de momie ; *p*, hyphes traversant les pores de la cuticule ; p_1, hyphes rampant entre les lamelles de la cuticule.

Fig. 2. — Portion de l'appareil fructifère (hyphes externes) vue à un faible grossissement.

cl, cloison intercellulaire des hyphes ; *g*, glomérules de spores.

SUR LA MORPHOLOGIE DES CÔTES,

PAR

LOUIS DOLLO,

Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique,
à Bruxelles.

I. — En 1887, M. G. Baur, actuellement professeur à la *Clark University* (Worcester, Mass., États-Unis), publiait (1), sur la morphologie des côtes, une note dont voici les conclusions :

« 1. The ribs are developed *between* the myocommata; they are, therefore, *intervertebral*.

2. The ribs are originally one-headed and connected with well-developed intercentra.

3. All forms and connections of the other ribs can be derived from that condition.

4. The lower arches of the caudal vertebræ are either formed by true ribs, the oldest fishes (Ganoidei, Dipnoi), or by processes of the intercentra (Teleostei, Stapedifera).

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs. *American Naturalist* (E. D. Cope et J. S. Kingsley), Philadelphie, 1887, p. 942.

5. The connection between the Dipnoans and the Stapedifera is still missing.

6. Some remarks on the nomenclature of the elements of the vertebral column.

Owen's names « neurapophysis » and « pleurapophysis » are not correct; the neural and pleural arches are no processes of the vertebræ, but are distinct parts.

The two elements composing the neural arch ought to be called the « *neuroids* »; the two elements composing the pleural arch, the « *pleuroids* ».

The spines connected with the neuroids ought to be called, as before, *neural spines;* those connected with the pleuroids, *pleural spines.*

The real centrum of the vertebra ought to be called *centrum*; the lateral elements composing it, *hemicentra* (Albrecht), not pleurocentra.

The name intercentrum ought to be preserved.

The part of the intercentrum, centrum, or neuroid to which the capitulum is articulated, may retain the name *parapophysis*; the part of the centrum or neuroid to which the tuberculum is articulated, may retain the name *diapophysis* (1) ».

— En 1889, M. Baur revenait (2) sur ce sujet, pour confirmer et compléter ses résultats. Il disait notamment :

« I have nothing to change in these general results, but can add some important facts relating to number 4 and 5.

The connection between higher vertebrates and fishes is found to be the condition represented by Lepidosteus (3).

The anterior part of the post-anal portion of the tail in Lepidosteus *shows the condition of the higher vertebrates, the posterior part that of fishes* (4).

So far it has been the opinion that the elements of the anal and

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

(2) G. Baur, On the Morphology of Ribs and the Fate of the Actinosts of the Median Fins in Fishes. *Journal of Morphology* (C. O. Whitman et E. P. Allis Jr.). Boston, 1889, vol. III, p. 463.

(3) G. Baur, On the Morphology of Ribs, etc., p. 464.

(4) G. Baur, On the Morphology of Ribs, etc., p. 465.

caudal fins of fishes had disappeared entirely in the higher vertebrates ; but now we have shown that the elements of these fins do not disappear, but are represented by the chevron bones of the tail vertebræ, which are the partial homologues of the actinosts (1) ».

II. — A ma connaissance du moins, les vues de M. Baur n'ont point été discutées jusqu'à présent. W. K. Parker, avec plus d'enthousiasme que de critique, comme je le montrerai dans un instant, écrivait même à ce propos :

« Nothing *newer* and nothing *better* has been said upon this subject than by Baur, whose wide acquaintance with the extinct forms that lie between Birds above, and Fishes below, makes him, on the whole, an excellent guide (2) ».

III. — Cependant, sans vouloir nier la compétence très réelle de M. Baur, je ne puis accepter ses conclusions. En effet, je vais m'efforcer de prouver que :

1. Les côtes ne sont pas invertébrales (3).

2. Les hæmapophyses (4) sont homologues chez tous les Vertébrés.

I.

LES CÔTES NE SONT PAS INTERVERTÉBRALES.

1. Pour M. Baur : « Les côtes se développent entre les myocommata ; elles sont donc intervertébrales (5) ». Cette dernière assertion

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, etc., p. 466.

(2) W. K. Parker, On the Vertebral Chain of Birds. *Proc. Roy. Soc. London.* Londres, 1888, p. 474.

(3) Au moins primitivement, mais elles peuvent le devenir secondairement.

(4) Os en V, chevrons, *untere Bogen*, *lower arches*.

(5) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

est en opposition avec les faits observés, car on sait que (1) :

α. Le corps des Vertébrés est d'abord dépourvu de toute segmentation;

β. Il subit, plus tard, une première segmentation, qui détermine les myocommata. La portion médiale des protovertèbres donne alors naissance aux vertèbres primitives de Balfour, qui ont donc la même segmentation que les myocommata ;

γ. L'ensemble des vertèbres primitives est, ultérieurement, soumis à une seconde segmentation, alternante par rapport à la première, pour produire les vertèbres définitives. De sorte que, chaque vertèbre définitive se compose de deux moitiés : l'une, crâniale, provenant de la vertèbre primitive située crânialement ; l'autre, caudale, dérivée de la vertèbre primitive placée caudalement ;

δ. Il en résulte que les fentes séparant les myocommata sont en face du milieu des vertèbres définitives. Et, par conséquent, si les côtes se développent entre les myocommata (2), elles ne peuvent être intervertébrales, mais sont interprotovertébrales ; ou vertébrales, si l'on veut signifier par là qu'à chaque vertèbre correspondent les côtes, et non à chaque intervalle entre deux vertèbres.

2. Je laisse, pour aujourd'hui, de côté, la question de savoir si

(1) F.-M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. Londres, 1878, p. 126.

A. Kölliker, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig, 1880, p. 160.

P. Albrecht, Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. *Zoologischer Anzeiger* (J. V. Carus). Leipzig, 1880, p. 450.

P. Albrecht, Note sur une hemivertèbre gauche surnuméraire de *Python Sebæ*, Duméril. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* Bruxelles, 1883, vol. II, p. 32.

P. Albrecht, Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de *Hatteria punctata*, Gray. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* Bruxelles, 1883, vol. II, p. 189.

O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeethiere. Iéna, 1888, p. 442.

(2) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

P. Albrecht, Ueber den Proatlas, etc., p. 450.

O Hertwig, Lehrbuch, etc., p. 444.

les côtes étaient « primitivement à une seule tête et en relation avec des intercentres bien développés (1) ». Cependant, en supposant qu'il en fût ainsi, cela ne prouverait pas que les côtes furent d'abord invertébrales, puisque, comme je vais le montrer, les *intercentres* sont *toujours*, soit hypocentraux, soit *intercentraux*, et *non intervertébraux* (2). En effet :

α. Avant d'être osseuse, la colonne vertébrale fut cartilagineuse ;

β. A ce moment, il ne pouvait être question de distinguer, dans la région périchordale de chaque vertèbre, ni hémicentres, ni intercentre : ces éléments n'apparurent qu'avec l'ossification (3) ;

γ. Pourtant, chaque vertèbre était alors séparée de la précédente et de la suivante par un plan cranial et un plan caudal (*Ligamenta intervertebralia*) (4) ;

δ. En conséquence, lorsque les ossifications apparurent dans la région périchordale de chaque vertèbre, ces ossifications, quel que fût leur développement relatif, se trouvèrent comprises entre les deux plans isolant la vertèbre considérée des vertèbres adjacentes ;

ε. Donc, même quand les intercentres disjoignent complètement les centres (5), ils ne sont pas situés entre deux vertèbres, mais ils appartiennent à la vertèbre dont le centre précède ;

ζ. Donc aussi, si les côtes étaient primitivement en relation avec des intercentres bien développés, elles n'étaient pas intervertébrales, mais vertébrales ;

η. Pour qu'elles fussent intervertébrales, il aurait fallu qu'elles

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

(2) G. Baur, Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. *Biologisches Centralblatt* (J. Rosenthal, M. Reess et E. Selenka). Leipzig, 1886, vol. VI, p. 360.

(3) A. Kölliker, Grundriss, etc., p. 162 et fig. 130.

(4) A. Kölliker, Grundriss, etc , p. 160 et fig. 128.

(5) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 942.

K. A. Zittel, Handbuch der Palæontologie. Palæozoologie. Munich et Leipzig, 1887-88, vol. III, p. 139 et 350.

E.-D. Cope, Th. Batrachia of the Permian period of North America. *American Naturalist* (A. S. Packard et E. D. Cope). Philadelphie, 1884, p. 36.

s'appuient, soit sur deux centres, soit sur le centre d'une vertèbre et sur l'intercentre d'une autre.

3. La détermination de la position primitive des côtes n'offre pas seulement un intérêt théorique. Elle a aussi une importance pratique dans l'établissement des liens phylogénétiques.

En effet, si les côtes n'étaient point, à l'origine, intervertébrales, il est des cas où elles le devinrent par la suite.

α. Ainsi, par exemple, les côtes dorsales antérieures des Chéloniens sont *totalement intervertébrales* (1). La discussion qui précède nous montre que c'est là une disposition secondaire, et qu'un ancêtre, plus ou moins éloigné, des tortues, devait avoir chaque paire de côtes dorsales antérieures en relation avec une vertèbre et non avec deux vertèbres.

β. D'autre part, il y a des Vertébrés qui ont des côtes (bicipitales) *partiellement intervertébrales*, en ce sens que la tête de la côte est déjà en contact avec deux centres vertébraux, tandis que le tubercule ne s'appuie que sur une seule vertèbre. C'est encore là, toujours d'après ce qui précède, une disposition secondaire.

Cette disposition, comme je l'ai fait voir ailleurs (2), est réalisée, à des degrés variés, chez les Siréniens vivants et fossiles. On peut résumer, dans le tableau ci-dessous, les diverses combinaisons costales qu'ils présentent.

GENRES.	VERTÈBRES DORSALES avec facettes capitulaire et tuberculaire — DISTINCTES. Deux demi-facettes capitulaires séparées, pour deux côtes différentes, à chaque vertèbre.	DISTINCTES. Une facette capitulaire, pour une seule côte, à chaque vertèbre.	CONFLUENTES.	NOMBRE TOTAL.
1. *Manatus*, Rondelet (1558).	12	5	0	17
2. *Halicore*, Illiger (1811) .	7	8	4	19
3. *Rhytina*, Illiger (1811)...	7	8	4	19
4. *Halitherium*, Kaup (1838).	12	3	4	19
5. *Miosiren*, Dollo (1889) ..	17	3	0	20

(1) G.-A. Boulenger, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians, and Crocodiles in the British Museum (Natural History). Londres, 1889, p. 4.

(2) L. Dollo, Première note sur les Siréniens de Boom. *Bull. Soc. Belg. Géol., Paléont. et Hydr.* (Bruxelles). Bruxelles, 1889, vol. III, p. 418.

Quel est, maintenant, parmi ces différents genres, le type le plus éloigné de la forme ancestrale du groupe, en ce qui concerne les côtes ? C'est, évidemment, celui où il y a le plus de côtes partiellement intervertébrales ; c'est donc *Miosiren*. Car, en supposant même que les 3 vertèbres dorsales qu'il a en plus que *Manatus* soient intercalées (1) précisément dans la région des côtes partiellement intervertébrales, il lui resterait encore, en les déduisant, 14 paires des côtes en question, alors que *Manatus* n'en a que 12, comme *Halitherium*, et que *Halicore* et *Rhytina* n'en ont que 7.

Que conclure de là ? Puisque l'évolution n'est pas réversible (2) : que *Miosiren* ne peut être l'ancêtre, ni de *Manatus*, ni de *Halicore*, ni de *Rhytina*, qui lui ont succédé dans le temps, car il est plus avancé qu'eux dans la transformation de son système costal.

Or, c'est exactement ce que confirment, notamment, la dentition et le sternum, ainsi que je le prouverai prochainement (3).

Par là se trouve justifiée l'assertion, émise plus haut, de l'importance de la détermination de la position primitive des côtes pour l'établissement des liens phylogénétiques.

(1) P. Albrecht, Note sur une hémivertèbre, etc., p. 21.

L. Dollo, Première note sur les Mosasauriens de Mesvin. *Bull. Soc. Belg. Geol., Paléont. et Hydr.* (Bruxelles). Bruxelles, 1889, vol. III, p. 289.

G. Baur, On intercalation of vertebræ. *Journal of Morphology* (C. O. Whitman et E. P. Allis Jr.). Boston, 1891, vol. IV, p. 331.

(2) Car, pour qu'elle le fût, il faudrait : que des *causes, exactement inverses* de celles qui ont donné naissance aux *variations* (anomalies), sources des dispositions normales nouvelles, et à leur *fixation*, se produisent, et cela dans un *ordre exactement inverse* aussi : circonstances trop complexes pour qu'on puisse supposer qu'elles se réalisent jamais.

De nombreux exemples démontrent la justesse de cet *à priori*. J'en connais même plusieurs complètement inédits, et je me propose de les mettre en relief dans mes travaux futurs.

(3) Dès 1889, j'ai considéré *Miosiren* comme un type éteint sans laisser de descendance (L. Dollo, Première note sur les Siréniens, etc., p. 421) : je constate avec plaisir que M. E. D. Cope, professeur à l'Université de Pensylvanie, à Philadelphie, a admis cette opinion dans un travail publié depuis [E. D. Cope, The extinct Sirenia. *American Naturalist* (E. D. Cope et J. S. Kingsley). Philadelphie, 1890, p. 702].

II.

Les hæmapophyses sont homologues chez tous les Vertébrés.

1. Ainsi qu'on l'a vu plus haut, M. Baur, dans son premier travail (1), était d'avis :

α. Que, chez les Ganoïdes et les Dipneustes, les hæmapophyses sont homodynames (2) aux côtes ;

β. Que, chez les Téléostéens et les Stapédifères (3), les hæmapophyses ne sont pas homodynames aux côtes ;

γ. Que, par conséquent, les hæmapophyses des Ganoïdes et des Dipneustes ne sont pas homologues aux hæmapophyses des Téléostéens et des Stapédifères.

Enfin, dans son dernier travail (4), M. Baur admet :

δ. Que les hæmapophyses antérieures de *Lepidosteus* ne sont pas homodynames aux côtes, tandis que les hæmapophyses postérieures le seraient.

2. Pour faciliter la discussion, je vais d'abord montrer que toutes les hæmapophyses de *Lepidosteus* sont homodynames entre elles.

α. Comment M. Baur est-il arrivé à la conception contraire ? Parce que quatre (5) ou cinq (6) axonostes (7) de la nageoire anale s'enfoncent assez profondément pour être embrassés par les côtes de la région antérieure de la queue et pour supporter l'artère et la

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

(2) E. Hæckel, Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, 1866, vol. I, p. 312.

C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig, 1878, p. 67.

(3) Amniotes + Batraciens (J. K. Thacher in G. Baur, Beiträge z. Morphogenie d. Carpus u. Tarsus d. Vertebraten. I Theil. Batrachia. Iéna, 1888, p. 72).

(4) G. Baur, On the Morphology of Ribs, etc., p. 465.

(5) Chez le *Lepidosteus viridis*.

(6) Chez le *Lepidosteus osseus*.

(7) E. D. Cope, Zittel's Manual of Palæontology. *American Naturalist* (E. D. Cope et J. S. Kingsley). Philadelphie, 1887, p. 1017.

veine caudales. Il regarde, dès lors, ces axonostes comme des hæmapophyses. Cela fait, les vertèbres caudales antérieures ont, à la fois, des côtes et des hæmapophyses : celles-ci sont donc indépendantes de celles-là ; inversement, les vertèbres caudales postérieures ont leurs hæmapophyses formées par les côtes ; les hæmapophyses antérieures ne seraient donc pas homodynames aux hæmapophyses postérieures.

β. Mais, les hæmapophyses antérieures de M. Baur sont-elles véritablement des hæmapophyses ? Là est toute la question. Pour y répondre, définissons les hæmapophyses :

A. Elles supportent l'artère et la veine caudales ;

B. Elles sont en contact avec la colonne vertébrale ;

C. Elles s'épanouissent à leur extrémité dorsale pour se bifurquer.

Ces caractères sont constants, chez les Téléostéens et les Stapédifères, comme chez les Ganoïdes (*Lepidosteus* excepté, selon M. Baur) et les Dipneustes.

Or, les quatre ou cinq axonostes antérieurs de la nageoire anale de *Lepidosteus* ne satisfont qu'à la première condition ; et les trois (1) ou quatre (2) axonostes postérieurs ne remplissent aucune d'elles : tous ces axonostes ne peuvent donc être comparés à des hæmapophyses.

γ. Nous interprétons comme suit les observations de M. Baur. Dans toute la région où ce naturaliste considère les axonostes comme des hæmapophyses, il n'y a pas d'hæmapophyses, les côtes ne s'étant pas encore réunies ventralement pour les constituer ; mais, dans cette même région, les axonostes, qui ne sont que de simples axonostes, s'avancent assez profondément pour supporter l'artère et la veine caudales : ils jouent donc, plus ou moins, le rôle d'hæmapophyses, sans en avoir pourtant la valeur morphologique.

En conséquence, les hæmapophyses de *Lepidosteus* sont, toutes, formées par des côtes et sont, ainsi, homodynames entre elles.

δ. Il est, d'ailleurs, aisé de prouver que l'enfoncement des axo-

(1) Chez le *Lepidosteus viridis*.

(2) Chez le *Lepidosteus osseus*.

nostes antérieurs de la nageoire anale de *Lepidosteus* est une disposition secondaire.

On sait, en effet, que l'évolution de la queue des Poissons comprend quatre stades, qui sont, en allant du plus primitif au plus spécialisé : diphycerque avec toutes les nageoires impaires encore réunies, diphycerque avec nageoires impaires multiples ou isolées, hétérocerque, homocerque (1).

Lepidosteus n'en est qu'au troisième stade (2), mais il a dû, lui ou ses ancêtres, passer par les deux stades antérieurs.

Reportons-nous à ce qui existait lors du premier stade : les axonostes, comme la nageoire impaire unique, formaient une frange régulière autour de la région post-anale du corps. Et l'extrémité dorsale des axonostes ventraux s'éloignait d'autant plus de la face ventrale de la colonne vertébrale que ces axonostes étaient plus antérieurs. Or, aujourd'hui, chez *Lepidosteus*, c'est exactement le contraire qui a lieu. Car les axonostes ventraux antérieurs ne sont isolés de la face ventrale de la colonne vertébrale que par l'artère et la veine caudales, tandis que les axonostes ventraux postérieurs en sont séparés, en plus, par toute la hauteur de la portion indivise des hæmapophyses. C'est donc bien là une disposition secondaire.

ε. Mais comment a-t-elle pu prendre naissance ? De la façon la plus simple. Pourquoi les côtes antérieures de la région post-anale ne se sont-elles point réunies ventralement pour constituer des hæmapophyses ? Évidemment, parce qu'elles embrassaient jadis une cavité viscérale. La migration, dans le sens caudo-crânial, des viscères (3) y contenus, a permis aux axonostes antérieurs de la

(1) A. Agassiz, On the Young Stages of some Osseous Fishes. I. Development of the Tail. *Proc. Americ. Acad. of Arts and Scienc.* Boston, 1877.

(2) A. Kölliker, Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Leipzig, 1860.

(3) Ces migrations viscérales ne sont point imaginaires.

On connaît la migration crânio-caudale du cœur et de l'estomac [C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 581 ; C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig, 1883, p. 74 et 840 ; A. Kölliker, Grundriss, etc., p. 359 ; S. Warynski, Sur la production artificielle des monstres à cœur double chez les poulets. *Recueil zoologique suisse* (H. Fol). Genève et Bâle, 1886, vol. III, p. 267 ; P. Albrecht, Note sur une hémivertèbre, etc., p. 33].

Il y a aussi une migration crânio-caudale des viscères, chez les Poissons où ces

nageoire anale de s'approcher de la colonne vertébrale et d'empêcher, par ce moyen, la jonction ultérieure des côtes correspondantes.

ζ. D'autre part, quelle vraisemblance y avait-il que, chez un animal segmenté métamériquement, les hæmapophyses soient successivement formées par des axonostes, puis par des côtes, puis par des côtes soudées à des axonostes ? (1).

3. Ayant ainsi écarté la conclusion du dernier travail de M. Baur, nous n'avons plus, maintenant, à examiner que celles (voir, ci-dessus : II. 1. α, β, γ) contenues dans sa première note. C'est ce que nous allons faire.

4. Exposons, d'abord, les difficultés que nous voyons à admettre ces conclusions.

α. En premier lieu, les côtes et les hæmapophyses sont des organes remarquablement analogues par leur déterminisme. En effet, les unes et les autres sont caractérisées :

A. Par leur situation relativement à la colonne vertébrale ;

B. Par leurs relations avec ladite colonne ;

C. Par les cavités qu'elles limitent.

Et, cependant, les auteurs qui déclarent que les hæmapophyses ne sont pas homologues entre elles chez tous les Vertébrés ne doutent pas de l'homologie des côtes dans l'embranchement entier !

organes s'étendent, dans la queue, à droite et à gauche des hæmapophyses (A. Günther, An Introduction to the Study of Fishes. Edimbourg. 1880, p. 123).

Enfin, il existe une migration caudo-crâniale, totale ou partielle, des viscères chez les Poissons à anus très antérieur :

Anus au-dessous des nageoires pectorales : *Acanthonus* [A. Günther, Report on the Deep-Sea Fishes. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76* (C. Wyville Thomson et J. Murray). Zoology. Londres, Edimbourg et Dublin, 1887, vol. XXII, p. 116 et pl. xxiv, fig. A].

Anus en avant des nageoires pectorales, mais en arrière de l'œil : *Amblyopsis* [A. S. Packard et F. W. Putnam, The Mammoth Cave and its Inhabitants. *American Naturalist* (A. S. Packard et E. D. Cope). Philadelphie, 1872].

Anus en avant des nageoires pectorales et sensiblement au-dessous de l'œil : *Sternarchus* (J. E. V. Boas, Lehrbuch der Zoologie. Iéna, 1890, p. 387).

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, etc., p. 466.

N'y a-t-il pas, là, une singularité, qui fait pressentir que les questions relatives à la nature des hæmapophyses ne sont pas résolues, et qu'on doit arriver à pouvoir démontrer que toutes sont homologues entre elles ?

β. En second lieu, M. Baur est d'avis (1) que les hæmapophyses des Amniotes ne sont pas homologues à celles des Ganoïdes et des Dipneustes. Pour lui, les dernières sont de véritables côtes ; les premières, au contraire, ne sont que de simples apophyses des vertèbres, puisqu'elles peuvent coexister, sur la même vertèbre, avec de vraies côtes (2).

A priori, il est peu probable que cette interprétation soit exacte. Car, le passage des Stapédifères aux Poissons se fait certainement par les Dipneustes (3). Or, dans les Poissons, ce seraient justement ceux-ci dont les hæmapophyses ne seraient pas homologues à celles des Amniotes, tandis que, inversement, les Téléostéens, rameau spécialisé qui n'a rien de commun avec les Stapédifères (4), auraient, précisément, les mêmes hæmapophyses que ces derniers !

γ. En troisième lieu, M. Baur (5) croit que les hæmapophyses des Téléostéens ne sont pas homologues à celles des Ganoïdes, parce que, chez les premiers :

A. Elles peuvent coexister, sur la même vertèbre, avec de véritables côtes ;

B. Elles peuvent, parfois, porter les côtes elles-mêmes (6).

Mais, les Téléostéens descendent des Ganoïdes (7). Si les choses

(1) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 943.

(2) C. Claus, Beiträge z. vergleich. Osteol. d. Vertebraten. *Sitz. Akad. Wiss. Wien.* Vienne, 1876, vol. LXXIV, p. 789.

(3) T. H. Huxley, On the Application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proc. Zool. Soc. London.* Londres, 1880, p. 660.

(4) T. H. Huxley, On the Application, etc., pp. 661 et 662.

(5) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 945.

(6) C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 463 et fig. 229, C.

(7) T.-H. Huxley, Contributions to Morphology. Ichthyopsida. N° 2. On the Oviducts of *Osmerus* ; with Remarks on the Relations of the Teleostean with the Ganoid Fishes. *Proc. Zool. Soc. London.* Londres, 1883, p. 139.

A. S. Woodward, Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Londres, 1891. Part. II, p. xxi.

étaient telles que les imagine M. Baur, il faudrait donc que les Téléostéens aient perdu les hæmapophyses de leurs ancêtres et qu'ils les aient remplacées par d'autres, d'ailleurs exactement semblables, mais d'une valeur morphologique différente ! Acceptera-t-on cette évolution bizarre ? Comment et pourquoi les hæmapophyses primitives auraient-elles disparu, et cela, non dans un petit groupe, sous l'influence de conditions spéciales bien déterminées, mais dans la vaste sous-classe des Téléostéens ? Et comment de nouvelles hæmapophyses se seraient-elles formées, partout, indépendamment, dans la même vaste sous-classe, toutes, homologues entre elles, et, toutes, différentes de celles des Ganoïdes ?

δ. Il résulte de ce qui précède qu'il y a, dans les vues de M. Baur, de telles invraisemblances qu'elles équivalent à des impossibilités. Nous sommes, dès lors, dans la nécessité de chercher une interprétation plus satisfaisante.

5. Mais, avant d'aller plus loin, nous avons à nous demander quel est le point de départ qui a conduit M. Baur dans la voie que nous considérons comme erronée. Là sera, peut-être, la solution du problème.

Or, M. Baur, d'accord avec MM. C. Gegenbaur (1), A. Goette (2), F. M. Balfour-W. N. Parker (3), R. Wiedersheim (4), etc., admet, dans son premier travail (5), que les hæmapophyses de *Lepidosteus* sont homodynames aux côtes de cet animal, et cela, en raison du passage graduel des côtes aux hæmapophyses, quand on examine ces appendices de la colonne vertébrale successivement et dans le sens crânio-caudal.

(1) C. Gegenbaur, Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des *Lepidosteus* mit vergleich. Anat. Bemerkungen. *Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft.* Iéna, 1863, vol. III.

C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 462.

(2) A. Goette, Beiträge z. vergleich. Morphol. d. Skeletsystems d. Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhange. *Archiv f. mikroskop. Anatom.* (la Valette St-George et W. Waldeyer). Bonn, 1878 et 1879.

(3) F. M. Balfour et W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* Londres, 1882, p. 399.

(4) R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Iéna, 1886, p. 79.

(5) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 942.

Je pense que, malgré les apparences, il n'en est point ainsi : toutes les hæmapophyses de *Lepidosteus* sont bien homodynames entre elles, mais elles ne sont pas homodynames aux côtes.

6. Car si, sans sortir des Ganoïdes, nous nous adressons à une forme moins spécialisée (1), à *Polypterus*, nous constatons que les choses ne sont pas aussi élémentaires qu'elles ont semblé d'abord.

On trouve qu'il y a, en général, pour chaque vertèbre, deux paires de côtes ; à droite et à gauche du plan médian, on rencontre, en réalité, deux côtes superposées dorso-ventralement. Mais ces côtes ne sont point partout également développées. Dans la région antérieure du tronc, c'est la dorsale qui est la plus forte : la ventrale est rudimentaire. Et si, partant de là, on se dirige vers la queue, on voit que les côtes dorsales diminuent peu à peu, pendant que les côtes ventrales augmentent. A un moment donné, les quatre côtes sont donc de même longueur. Puis, les côtes dorsales deviennent rudimentaires, tandis que les ventrales grandissent et que leurs extrémités libres commencent à converger. Enfin, les côtes dorsales s'en vont totalement ; quant aux autres, elles persistent avec leurs extrémités ventrales soudées : ce sont les hæmapophyses.

7. Or, il est clair (2), que le stade *Lepidosteus* dérive du stade

(1) Je crois que chacun admettra cette manière de voir. Pour l'appuyer, je me bornerai à rappeler ici : la structure des nageoires paires, l'état de la nageoire caudale, la nature de la colonne vertébrale, etc. Elle est, d'ailleurs, en parfait accord avec les données paléontologiques, car les *Crossopterygii*, auxquels appartient *Polypterus*, ont leur plus grand épanouissement durant les temps paléozoïques, tandis que les *Lepidosteoidei*, dans lesquels vient se ranger *Lepidosteus*, se sont surtout développés pendant l'époque mésozoïque (T. H. Huxley, Preliminary Essay upon the Systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch. *Mem. Geol. Surv. United Kingdom*. Londres, 1861. Décade X ; R. H. Traquair, The Ganoid Fishes of the British Carboniferous Formations. *Palæontographical Society*. Londres, 1877 ; K.-A. Zittel, Handbuch, etc. Palæozoologie, vol. III, p. 333).

(2) « Il est clair », car on comprend très bien que des organes évidemment rudimentaires comme les *Knochenspangen* (R. Wiedersheim, Lehrbuch, etc., p. 80 et fig. 59) de *Polypterus* disparaissent, tandis qu'il est difficile de concevoir comment et pourquoi ces grêles osselets auraient pu être acquis d'une manière secondaire par le Ganoïde africain. Au surplus, la double côte unilatérale est très répandue chez les Téléostéens les plus divers. On ne saurait donc la considérer que comme un caractère héréditaire, et non comme un caractère adaptatif ; que comme un caractère primitif, et non comme un caractère secondaire.

Polypterus par disparition complète des côtes ventrales dans le tronc et des côtes dorsales dans la queue. Par conséquent, en dépit de l'aspect, les hæmapophyses de *Lepidosteus* sont des côtes ventrales, et les côtes du tronc de ce Poisson sont des côtes dorsales. Dès lors, les hæmapophyses de *Lepidosteus* ne sont pas homodynames aux côtes du tronc du même animal.

Ces conclusions sont fondamentales pour la morphologie des côtes.

8. Comment expliquer, maintenant, en partant toujours de *Polypterus*, ce qui se passe chez les Amniotes et chez les Téléostéens? Nous dirons :

α. Primitivement, il y avait deux côtes unilatérales, comme cela existe encore chez beaucoup de Téléostéens actuels (1) et chez *Polypterus*.

β. Chez les Amniotes, ces deux côtes ont subi l'évolution suivante :

A. Dans le tronc, la côte ventrale a disparu totalement, ou presque ; la côte dorsale est généralement bien développée.

B. Dans la queue, la côte dorsale est devenue rudimentaire et a même fini par s'évanouir complètement; la côte ventrale forme l'hæmapophyse comme chez les Ganoïdes et les Dipneustes.

γ. Chez les Téléostéens :

A. Ou bien les deux côtes unilatérales ont persisté simultanément, avec un développement égal et dans leurs connexions usuelles avec la colonne vertébrale.

B. Ou bien les deux côtes unilatérales ont encore persisté simultanément, mais les côtes ventrales se sont réunies pour constituer les hæmapophyses, tandis que les côtes dorsales ont émigré dorso-ventralement, pour s'appuyer sur les hæmapophyses elles-mêmes et non plus sur les vertèbres (2) ;

(1) *Echeneis*, par exemple.

(2) C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 463, fig. 229, C.

C. Ou bien la côte dorsale est restée, la côte ventrale devenant rudimentaire (1);

D. Ou bien les côtes ventrales ont donné naissance aux hæmapophyses, les côtes dorsales disparaissant (2).

9. Et, de cette manière, *chez tous les Vertébrés, les côtes sont homologues aux côtes et les hæmapophyses aux hæmapophyses* : les côtes, ce sont les côtes dorsales; les hæmapophyses, ce sont les côtes ventrales.

10. L'existence de deux côtes unilatérales simultanées amène encore à une autre conception. On sait que beaucoup de Vertébrés ont des côtes bicipitales de types variés [pérospondylique (3), suchospondylique (4), ornithospondylique (5), etc.]. Il y a lieu de se demander si ces sortes de côtes ne renferment pas, à la fois, des éléments de la côte dorsale et de la côte ventrale. En effet :

α. On a observé que les côtes bicipitales sont formées par la soudure prématurée de deux côtes indépendantes superposées (6);

β. Dans la queue, où les côtes ventrales se réunissent pour constituer les hæmapophyses, il n'y a jamais de côtes bicipitales.

11. Quelle est, maintenant, la signification morphologique des deux côtes unilatérales simultanées? Y a-t-il, réellement, deux paires de côtes à chaque vertèbre? Je ne le crois pas, bien que je l'aie admis, dans ce qui précède, pour la commodité du langage. Pour moi, les véritables côtes sont les côtes dorsales. Quant aux côtes

(1) C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 463, fig. 229, D.

(2) C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 463, fig. 229, A.

(3) T. H. Huxley, A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals. Londres, 1871, p. 196.

(4) T. H. Huxley, A Manual, etc., p. 196.

(5) L. Dollo, Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat.. Belg.* Bruxelles, 1883, vol. II, p. 245.

(6) A. Goette, Die Wirbelsäule, etc., 1879, pl. ix.

ventrales, elles résulteraient de la dissociation et de l'épanouissement (1), dans le tronc, des hæmapophyses, qui seraient, d'autre part, homonomes (2) aux neurapophyses (3).

12. Telles sont les objections que je désirais présenter, pour aujourd'hui, en ce qui concerne les travaux de M. Baur. Je me propose, d'ailleurs, de revenir, ultérieurement, sur la morphologie des côtes et de la colonne vertébrale.

Bruxelles, le 20 Septembre 1891.

(1) C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 462.
(2) E. Hæckel, Generelle Morphologie, etc., Vol. I, p. 311.
C. Gegenbaur, Grundriss, etc., p. 67.
(3) G. Baur, On the Morphology of Ribs, p. 942.

QUELQUES REMARQUES SUR LES LOIS DE L'ÉVOLUTION,

PAR

F. HOUSSAY,

Maître de Conférences à l'École Normale Supérieure.

I.

Dans un curieux article publié il y a quelques années par la *Revue scientifique* (1), M. Delbœuf, professeur à l'Université de Liège, avait fait la tentative de prévoir par le calcul ce que peut devenir une espèce donnée, soumise à certaines lois de variation.

Le résultat qu'il a formulé, et que lui-même a qualifié de paradoxal, est très important. Le théorème mérite un minutieux examen aussi bien dans ses prémisses que dans ses conclusions. Il fut accueilli comme vrai, dès sa publication par M. Giard (2), qui indiqua un certain nombre de faits concordants avec lui. Depuis lors, on n'en

(1) Delbœuf. Les Mathématiques et le Transformisme. *Revue scientifique*, 13 janvier 1877.

(2) Giard. *Revue scientifique*, 1877.

avait pas fait usage ; les biologistes, pour mieux dire, ne l'avaient pas remarqué. M. Giard (1) le signala de nouveau dans son suggestif article sur « les Facteurs de l'Évolution ». Enfin M. Baron (2) en donna une démonstration simplifiée sans rien y ajouter d'essentiel ; son travail toutefois met en lumière quelques points très-intéressants et sur lesquels nous aurons à revenir. M. Delbœuf (3) a récemment donné dans la *Revue philosophique* une forme nouvelle à la loi en question qui nous permettra mieux peut-être d'en saisir le sens et la portée. Mentionnons encore un article de M. Reverchon (4) et la réponse que lui a faite M. Delbœuf (5) : C'est à ma connaissance tout ce qui a été écrit sur ce sujet.

M. Delbœuf donne à sa proposition la forme suivante :

« Du moment qu'une cause constante fait varier un type, dans une » proportion aussi faible que l'on voudra, les variations finissent par » lui disputer victorieusement la place. »

Tel est le cas envisagé par M. Delbœuf. A la vérité, ce n'est pas celui qu'il a traité ; car il fait intervenir dans son calcul non pas une *cause constante de variation*, mais bien une *cause de variation constante*, ce qui est tout différent. Signalons dès maintenant ce point très important et tenons-nous d'abord dans le cas d'une *variation constante*.

Dans cette mesure la loi de Delbœuf est parfaitement exacte. On peut l'établir aussi bien s'il se produit des croisements que s'il ne s'en produit pas. Examinons d'abord le cas où il n'y a pas de croisements entre la variété et la race pure ; c'est, malgré les apparences, celui qui est le moins favorable au succès de la transformation.

Soit un être d'une certaine forme A ; et supposons qu'une ou plusieurs influences puissent changer le type A en A_1 très voisin : A_1 en A_2 etc.... Si à chaque génération tous les individus sont également atteints, il est évident que au bout de n générations, tous seront de forme A_n qui pourra être devenue notablement différente

(1) Giard. *Revue scientifique*, 1889.

(2) Baron. La Loi de Delbœuf. *Bulletin scientif. de la France et de la Belgique*, 1890.

(3) Delbœuf. Pourquoi nous mourons. *Revue philosophique*, mars-avril 1891.

(4) Reverchon. *Cosmos*, 1891.

(5) Delbœuf. *Cosmos*, 16 mai 1891.

de l'ancêtre A. Il se sera ainsi constitué une espèce nouvelle aux dépens de l'ancienne.

Mais si à chaque génération α individus demeurent, par hérédité ferme, identiques à leur progéniteur immédiat et si α' seulement passent de A à A_1, de A_1 à A_2 etc., que va-t-il arriver ? Si α', le nombre des variés, était bien plus grand que α on serait tenté de dire à priori : le résultat au bout d'un temps très long sera sensiblement le même que pour le cas précédent et à la n^e génération les individus variés formeront presque toute l'espèce.

Il en est encore de même si α' est plus petit que α et c'est le point important que le travail de M. Delbœuf a mis au jour. Pour le démontrer il suffit parfaitement de dire avec M. Baron : Au bout de n générations :

les formes invariées seront au nombre de		α^n
les formes totales	»	$(\alpha + \alpha')^n$
Donc les formes variées	»	$(\alpha + \alpha')^n - \alpha^n$

Le rapport

$$\frac{(\alpha + \alpha')^n - \alpha^n}{\alpha^n} \text{ ou } \left(\frac{\alpha + \alpha'}{\alpha}\right)^n - 1$$

devient infini lorsque n croît suffisamment. Et cela quelle que soit la valeur de $\frac{\alpha'}{\alpha}$.

Je préfère suivre ce qui se passe à chaque génération ; le résultat final sera plus expressif.

Partons au début d'un individu A.

Il produit à la première génération $\alpha A + \alpha' A_1$

à la deuxième » $\alpha^2 A + 2\alpha\alpha' A_1 + \alpha'^2 A_2$

à la troisième » $\alpha^3 A + 3\alpha^2\alpha' A_1 + 3\alpha\alpha'^2 A_2 + \alpha'^3 A_3$

et ainsi de suite ; on reconnaît aisément que à la n^e génération on a des individus de formes

$$A \; A_1 \; A_2 \; \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \; A_{n-1} \; A_n$$

et le nombre de chacun d'eux est donné par les termes du binôme

$$(\alpha + \alpha')^n$$

soit, en développant

$$A + \frac{n}{1}\alpha^{n-1}\alpha' A_1 + \frac{n(n-1)}{1.2}\alpha^{n-2}\alpha'^2 A_2 + \ldots + \frac{n(n-1)(n-2)..(n-k+1)}{1.2.3.\ldots k}\alpha^{n-k}\alpha'^k A_k + .. + \alpha'^n An$$

Il est bien évident que l'on ne peut comparer le coefficient de *chaque* forme variée à celui de la forme type, pour en tirer une conclusion générale : car si les premiers rapports sont infinis, pour n suffisamment grand, les derniers peuvent au contraire être très petits, étant multipliés par des puissances élevées de $\frac{\alpha'}{\alpha}$ qui est plus petit que 1.

La seule conséquence indépendante de $\frac{\alpha'}{\alpha}$ est que : Si l'on compare le nombre des individus restés invariables A *à la somme de* TOUS *ceux qui ont varié* PEU OU BEAUCOUP depuis A_1 jusqu'à An, le premier nombre est infiniment petit par rapport au second, si n est assez grand.

Ajoutons, avant d'aller plus loin, que la *variation constante* au lieu d'être continue pourrait n'apparaître que périodiquement, sans que le résultat fût changé, ainsi que l'avait remarqué M. BARON. Supposons, en effet, qu'elle se manifeste toutes les p générations seulement. D'après nos notations le nombre d'enfants de chaque individu est $\alpha + \alpha'$

Dès lors un individu	A
donne à la 1re génération	$(\alpha + \alpha')$ A
» 2e »	$(\alpha + \alpha')^2$ A
.....	.....
p^e »	$(\alpha + \alpha')^p$ A.

La variation se produisant alors
on a pour la $(p + 1)^e$ génération $(\alpha + \alpha')^p (\alpha A + \alpha' A_1)$
et ainsi de suite.....
A la $(2p + 1)^e$ génération $(\alpha + \alpha')^{2p} (\alpha^2 A + 2\alpha\alpha' A_1 + \alpha'^2 A_2)$
Enfin, à la $(np + 1)^e$ on aurait

$$(\alpha + \alpha')^{np}\left[\alpha^n A + \frac{n}{1}\alpha^{n-1}\alpha' A_1 + \frac{n(n-1)}{1.2}\alpha^{n-2}\alpha'^2 A_2 + \ldots + \alpha'^n A_n\right]$$

Le résultat est le même ; mais au lieu de survenir à la n^e génération, c'est à la $(np + 1)^e$ seulement. Il n'est que retardé.

La période enfin peut n'être pas régulière. Si la variation apparaît, une première fois après p_1 générations, une seconde fois après p_2 nouvelles générations, etc. On aurait encore la formule

$$(\alpha + \alpha')^{p_1 + p_2 + p_3 + \ldots + p_n} \left[\alpha^n A + \frac{n}{1}\alpha^{n-1}\alpha' A_1 + \ldots + \alpha'^n A n\right].$$

qui est évidemment la même, quant à ce qu'il faut démontrer.

Donc nous pouvons admettre que si une *variation constante, continue,* ou *périodique* ou irrégulièrement *intermittente* peut affecter même un petit nombre d'individus d'une espèce, au bout d'un temps assez long le rapport du nombre des êtres qui *n'ont pas varié du tout* à celui des êtres qui ont *varié peu ou beaucoup* est infiniment petit.

Mais, avons-nous démontré là quelque chose qui puisse avoir une application quelconque dans les phénomènes naturels ?

Pour nous en rendre compte, regardons de plus près les hypothèses fondamentales du théorème, puis essayons de préciser le sens de la formule obtenue.

*
* *

II.

Dans l'énoncé de sa proposition, M. Delbœuf parle « d'une cause constante de variation ». Tout récemment encore il insiste sur ce fait que sa loi « implique et suppose la *constance de la cause* de variation, si faible d'ailleurs que soit cette *cause* ».

M. Baron, lui aussi, pense bien à des causes constantes, quand il dit, fort justement d'ailleurs « ce qui révolutionne lentement les » flores et les faunes, c'est non pas l'apparition *accidentelle* d'un » individu actuellement porteur d'un faciès nouveau, mais bien la » propriété physiologique possédée par le père de cet individu, » propriété en vertu de laquelle l'innovation morphologique a » *commencé* et va *continuer* à se montrer. »

Plus loin il dit expressément qu'il est inutile de supposer « l'action » continue de la *cause modificatrice* » et qu'il suffit de considérer une *cause périodique* agissant à intervalles aussi longs qu'on voudra.

C'est également dans ce sens que M. Giard avait compris le théorème puisqu'il s'attachait justement à mettre en évidence la constance des causes de milieu, capables de faire varier les êtres.

Le problème se posait donc de la même manière dans l'esprit de tous ces auteurs et c'est bien ainsi, je crois, qu'il faut le concevoir.

Mais, dans le cas traité, il s'agit comme je l'ai dit, non pas de *cause constante* ; mais *d'effet constant*. Sous une influence indéterminée, il se fait une variation toujours dans la même proportion ; *quel que soit le temps*, le rapport de la variation au nombre des naissances est $\frac{\alpha'}{\alpha + \alpha'}$.

Si une *cause constante* peut faire varier des êtres (ce que l'expérience démontre) on ne peut, il me semble, concevoir l'effet de cette force, c'est-à-dire la variation, autrement que proportionnel au carré des temps et non pas constante quel que soit le temps.

C'est-à-dire que si le rapport de variation est $\frac{\alpha'}{\alpha + \alpha'}$ à la première génération, il doit être $\frac{\alpha'}{\alpha + \alpha'} \times 2^2$ à la seconde $\frac{\alpha'}{\alpha + \alpha'} 3^2$ à la troisième et $\frac{\alpha'}{\alpha + \alpha'} n^2$ à la n^e génération (1).

Dans le cas envisagé par M. Delbœuf, le rapport des individus variés aux individus invariés augmente grâce à la multiplication de

(1) Nous pouvons comparer une espèce fixe à un corps au repos et une espèce en voie de variation à un corps en mouvement. Or, soit e_0 le rapport du nombre des individus variés au nombre des individus restés fixes dans une certaine génération vivant au temps t_0, et soit e_1 le même rapport dans une autre génération vivant au temps t_1. — Chaque *état* de l'espèce, donné par la valeur du rapport e_0 e_1 e_2, etc., correspond à une position du mobile associé ; e qui figure d'une part l'état de l'espèce, représente d'autre part les espaces parcourus par le mobile. Le rapport $\frac{e_1 - e_0}{t_1 - t_0}$ peut être appelé la vitesse moyenne de l'Évolution du temps t_0 au temps t_1. Or, la cause qui détermine à chaque génération la valeur de e ou la position du mobile, étant *constante*, nous pouvons sans autre démonstration, écrire $V = Kt$. Et le rapport e dont cette vitesse est la dérivée par rapport au temps sera donné par la formule $e = 1/2\ Kt^2$.

l'espèce bien plus que par le fait d'une cause particulière de variation ; et malgré que le temps s'écoule, il restera toujours des types invariés.

Annulons l'effet produit par la multiplication de l'espèce. Soit une plante de forme A, elle produit $\alpha + \alpha'$ graines. Semons ces graines. Il pousse

α pieds de forme A.
α' — A_1.

Prenons *une* graine A et *une* graine A_1 nous aurons

$$\alpha \text{ pieds A} \quad (\alpha + \alpha')A_1 \quad \alpha' A_2.$$

Prenons encore une graine de chaque forme, les plantes obtenues seront

$$\alpha \text{ pieds A} \quad (\alpha + \alpha')A_1 \quad (\alpha + \alpha')A_2 \quad \alpha' A_3.$$

Dans nos semis nous mettons toujours à chaque génération une graine de plus et nous obtenons une forme de plus ; mais le nombre des individus de chaque forme n'augmente plus. Le rapport au type est toujours $\frac{\alpha + \alpha'}{\alpha}$ sauf pour la nouvelle née dont le rapport au type est $\frac{\alpha'}{\alpha}$.

Faisons la même expérience dans l'hypothèse où une force constante agit. Nous avons

1er semis....	αA	$\alpha' A_1$.		
2e semis....	$(\alpha + \alpha' - 2^2\alpha')A$	$(\alpha + \alpha')A_1$	$2^2\alpha' A_2$.	
3e semis....	$(\alpha + \alpha' - 3^2\alpha')A$	$(\alpha + \alpha')A_1$	$(\alpha + \alpha')A_2$	$3^2\alpha' A_3$.

au n^e semis

$$(\alpha + \alpha' - n^2\alpha')A \quad (\alpha + \alpha')A_1 \quad (\alpha + \alpha')A_2 \ldots\ldots n^2\alpha' An.$$

Le rapport de chaque forme à la première va dans ce cas toujours en diminuant, même sans l'aide de la reproduction ; tandis que dans

le cas de DELBŒUF, il y avait toujours des formes A, nous voyons que dans celui-ci elles ne pourront exister qu'avec la condition

$$n^2\alpha' < \alpha + \alpha'$$

$$n^2 < \frac{\alpha + \alpha'}{\alpha'}$$

$$n < \sqrt{1 + \frac{\alpha}{\alpha'}}$$

Dès que le nombre des générations écoulées devient

$$n = \sqrt{1 + \frac{\alpha}{\alpha'}}$$

d'autant plus grand que $\frac{\alpha}{\alpha'}$ est plus grand, ce qui est naturel, la forme type a disparu, *complètement transformée* en les suivantes, et cela très rapidement.

Si à la première génération, il varie par exemple 1 individu pour 100 qui naissent

$$\frac{\alpha + \alpha'}{\alpha'} = 100.$$

La forme A disparaît pour $n = \sqrt{100} = 10.$

A la 10e génération il n'y aura plus que les formes

$$A_1 \quad A_2 \ldots\ldots\ldots \quad A_{10}.$$

Or, à partir de ce moment, A_1 se trouve dans les conditions où se trouvait A ; c'est-à-dire se réduit en produisant des variétés et ne croît plus en recevant d'apport nouveau. Donc, 10 générations plus tard et les A_1 auront disparu à leur tour. Il restera dans nos cultures les formes :

$$A_2 \quad A_3 \ldots\ldots\ldots \quad A_{20}$$

tandis qu'avec l'hypothèse de DELBŒUF il y aurait

$$A \quad A_1 \quad A_2 \quad A_3 \ldots\ldots\ldots \quad A_{20}.$$

— Les conditions de notre expérience sont-elles ou non conformes à ce qui se passe dans la nature? Peu importe pour l'instant; nous pouvons déjà tirer cette conclusion que, *toutes choses égales d'ailleurs*, si une espèce varie sous l'influence d'une force constante, c'est-à-dire, si la variation augmente proportionnellement aux carrés des temps, les formes les moins variées disparaîtront *nécessairement* à mesure que croît le temps, tandis que dans l'hypothèse où la variation est constante, toutes les formes produites persisteront.

Ce premier résultat demeure acquis, même en tenant compte de la multiplication de l'espèce.

En effet, à la n^e génération, avec l'hypothèse de DELBŒUF, le nombre de formes invariées est égal à α^n. A la $(n+1)^e$ elles donneront naissance à $\alpha^n(\alpha+\alpha')$ enfants dont α^{n+1} fixes et $\alpha^n\alpha'$ variés. Et cela est toujours possible.

Dans le cas d'une force naturelle constante, appelons N le nombre des individus restés pareils au type primitif à la n^e génération.

Il est aisé d'en calculer la valeur

$$N = \alpha\left(1-\frac{\alpha'}{\alpha+\alpha'}\right)\left(1-2^2\frac{\alpha'}{\alpha+\alpha'}\right)\ldots\ldots\left(1-(n-1)^2\frac{\alpha'}{\alpha+\alpha'}\right)$$

A la génération suivante il sera produit $N(\alpha+\alpha')$ enfants sur lesquels $N\,n^2\alpha'$ varient et $N(\alpha+\alpha'-n^2\alpha')$ demeurent fixes. Pour que cela soit possible encore faut-il que

$$n^2 < \frac{\alpha+\alpha'}{\alpha'}$$

$$n < \sqrt{1+\frac{\alpha}{\alpha'}}$$

ce qui est la même condition que dans le cas expérimental.

Observons d'ailleurs que si nous voulons sortir du spéculatif, il est possible d'étudier expérimentalement l'effet d'une cause constante, tandis que l'hypothèse faite par DELBŒUF ne peut se vérifier.

On sait qu'une modification chimique du milieu, par exemple, la salure du sol, amène un changement toujours de même nature dans une plante donnée. Voilà donc une force capable d'action et que l'on est maître de maintenir constante. On n'a pas étudié comment se manifesterait l'effet de la même cause sur les générations suivantes, mais il serait aisé de le faire en ayant soin de choisir une espèce qui réagit peu et en augmentant très faiblement la salure de façon à ne pas obtenir trop tôt le maximum de variation compatible avec l'espèce considérée. Cette condition est importante et nous verrons plus loin avec quelles lois mécaniques elle concorde.

Comment, au contraire, se placer expérimentalement dans l'hypothèse de Delbœuf ? Le plus simple déterminisme que l'on puisse concevoir est le suivant. Une espèce ayant été soumise dans le cours des âges à une certaine condition de milieu, a réagi sous l'action de cette force de telle sorte que le rapport des individus variés aux invidus fixes était donné par la formule :

$$y = Kt^2$$

Puis, cette force ayant disparu, ou l'espèce ayant échappé à cette action du milieu, *la variation n'en a pas moins continué son œuvre* en vertu de la vitesse acquise et à partir de ce moment la formule de variation devient :

$$y = Kt$$

Nous essaierons de montrer plus loin que ce théorème de mécanique est biologiquement acceptable.

Pour rencontrer la condition supposée par M. Delbœuf, il faudrait imaginer que la même espèce est de plus soumise à une impulsion opposée.

$$y = K(t - a)$$

Ainsi Kt individus de formes Ap tendent à devenir $Ap + 1$, mais $Kt - Ka\ Ap + 1$ tendent à devenir Ap. — Résultat $Ka\ Ap$ se transforment en $Ap + 1$ et la variation est la même *quel que soit le temps*.

Tel est le cas le plus simple que l'on puisse imaginer : mais cette variation constante peut être le résultat d'un grand nombre d'actions contradictoires disparues. Son apparition est alors liée aux causes cosmiques constantes par un déterminisme si compliqué qu'il peut bien alors être appelé le *Hasard*.

Et n'est-ce pas justement dans cette catégorie de phénomènes qu'il faut ranger l'exemple choisi par M. Baron d'un Européen qui est introduit périodiquement dans une île peuplée de nègres et qui « sait s'y faire accepter autrement qu'à la broche ».

Est-ce à dire que des variations en apparence fortuites ne puissent jamais survenir ? Assurément non. — Elles sont en particulier manifestes chez les animaux domestiques, et ceux-ci ont justement subi d'innombrables influences contradictoires. Les croisements opérés par l'homme d'un bout à l'autre du globe et qui jamais, sans lui, ne se seraient effectués, produisent des êtres où les influences antérieures se contredisent et qui peuvent alors offrir une variabilité sans déterminisme apparent avec les conditions actuelles du milieu.

De telles variations doivent être expliquées (si l'on peut), mais en tous cas, ne doivent pas servir de point de départ pour expliquer la formation des êtres demeurés dans des conditions beaucoup plus constantes, et dont l'évolution a suivi des lois beaucoup plus simples. On ne peut, au reste, y parvenir qu'en imaginant avec Darwin une hypothèse de plus : celle de la *sélection naturelle*.

Parlant de cause constante de variation, mais considérant en réalité une cause de variation constante, M. Delbœuf ne pouvait manquer de rencontrer chemin faisant le *Hasard* et la *Probabilité*. En n'invoquant pas l'action de la sélection naturelle, il prend position contre la théorie de Darwin ; puis, à l'exemple de l'illustre philosophe, il considère comme facteur initial de l'évolution une variation sans déterminisme simple ou connaissable. La constance supposée de la variation suppose, en effet, la *non constance* de la cause et n'implique même pas la simplicité de cette cause.

La loi de Delbœuf n'est donc pas du tout une application du principe de Lamarck, à savoir qu'une *action de milieu* est capable de faire varier les êtres par divers moyens, en leur faisant contracter une habitude qui développe ou réduit un organe, ou encore, s'il s'agit de fonctions involontaires ou d'êtres inférieurs et d'embryons, en les modifiant directement, ainsi que le pensait Geoffroy-Saint-

Hilaire. — Les modifications acquises de la sorte sont susceptibles d'être transmises par hérédité.

Or, ce principe s'impose chaque jour davantage. Les Darwinistes eux-mêmes ne peuvent guère y échapper aujourd'hui ; sa nécessité ne fait doute pour personne. La question est de savoir s'il est suffisant ou s'il faut lui adjoindre une autre hypothèse : celle de la sélection naturelle par exemple. Ne nous dissimulons pas toutefois que, pour bien fixer ce principe, des études suivies sont nécessaires encore et qu'il est capital, dans la phase que traversent les sciences biologiques, de savoir exactement le sens et la grandeur des modifications que peut apporter chaque action de milieu sur les êtres vivants.

Sans parler davantage de l'accélération uniforme que toute cause constante doit produire dans la variation qu'elle amène, il est un autre point qui me paraît hors de doute, c'est que les modifications seront *de même nature sur tous les individus* et ne pourront différer que *par la quantité*, non pas *par la qualité*.

Ainsi je ne puis comprendre comment M. Delbœuf (1) admet une force constante capable de rendre parmi les descendants d'un couple d'animaux gris, les uns plus blancs, les autres plus noirs. Je ne comprends pas qu'une même action puisse rendre les mêmes animaux les uns plus glabres, les autres plus velus, — ou que dans une même espèce la même habitude puisse, par exemple, renforcer chez les uns les pattes postérieures et chez les autres les pattes antérieures.

Dès lors je considère comme biologiquement inexacte cette idée de M. Delbœuf que si un individu de l'espèce A a été transformé en A+1, il faut croire qu'il s'en produit un autre A—1 pour que la somme des caractères demeure constante. Il n'est pas possible que la première manifestation d'une force soit deux effets contradictoires.

La même idée se traduit dans l'article de M. Baron. Il considère un type H susceptible de donner (n'oublions pas que ce doit être sous l'influence d'une force naturelle constante) deux types variés L et N, lesquels à leur tour, toujours sous l'action de la même force, donneront deux nouvelles formes encore plus dissemblables K et O : Ainsi une même cause agissant sur la descendance d'un

(1) *Cosmos* du 16 mai 1891, p. 171.

même animal donnera deux séries de formes divergentes et plus la force durera longtemps, plus elle demeurera pareille à elle-même, plus ses effets iront en s'écartant. Cela ne saurait être vrai.

Si une même forme animale a pu donner naissance à 2, 3 ou k séries d'êtres divers, il faut croire, à mon avis, que sa descendance a été soumise à 2, 3 ou k forces différentes qui ont agi l'une sur une certaine portion de la race, l'autre sur une autre : mais il me paraît difficile d'admettre que tous ces effets soient le résultat d'une seule cause agissant sur des individus pareils.

Avec la manière de voir que révèlent les notations de ces auteurs une force déterminée ne produit pas une variation déterminée, toujours la même dans les mêmes conditions ; elle fait simplement cesser un état d'équilibre : elle n'a pas le pouvoir de modifier un ou plusieurs caractères de l'espèce, elle en dérange simplement le *groupement*, de façon que si quelques individus viennent à acquérir un peu plus d'une qualité, il faut que d'autres en aient un peu moins. N'est-ce pas là invoquer inutilement le *Hasard*, et renoncer pour toujours à rechercher le *déterminisme* de chaque variation ?

Je m'empresse de remarquer que cette idée n'a pas d'influence sur le résultat du calcul et qu'il reste vrai en considérant une seule série et non point deux (ou trois, ou plusieurs). J'aurais donc pu ne pas faire cette critique si je n'avais tenu à montrer la manifestation explicite de l'idée de hasard implicitement contenue dans l'hypothèse de la variation constante.

Au reste, M. Delbœuf s'est lui-même chargé de nous montrer, par un exemple intéressant, quel rôle essentiel joue le hasard dans les cas qu'il considère :

« Supposons, dit-il, un sac renfermant un nombre égal (mettons » mille pour fixer les idées) de boules blanches et de boules noires » bien mélangées. Faisons avec le sac deux demi-sacs égaux en » tirant 1,000 boules au hasard. Ces deux demi-sacs, selon les pro- » babilités, ne contiendront pas un nombre égal de blanches et de » noires. *Voilà ici le hasard fonctionnant comme une cause de* » *variation.* Doublons maintenant le nombre des boules des deux » sacs proportionnellement au nombre des boules blanches et des » boules noires qu'ils renferment. Puis, divisons encore en deux » moitiés chacun des deux sacs ainsi recomposés. Doublons comme

» tantôt, redivisons et ainsi de suite. Je dis que, en répétant indéfi-
» niment ces opérations, on arrivera à n'avoir que des sacs tout
» blancs ou tout noirs. — Le calcul le prouve (1) ».

La loi de DELBŒUF n'est applicable qu'à des phénomènes de ce genre. Toute variation indéterminée, ou même constante, ne pouvant être conçue que comme l'œuvre d'un ensemble compliqué de causes, c'est-à-dire à proprement parler du Hasard. — Or s'il est possible d'utiliser *dans la pratique* des résultats obtenus sans tenir compte de leur déterminisme, ainsi par exemple que le font les Compagnies d'Assurances pour taxer leurs clients suivant leur âge, cela ne saurait être admis comme point de départ d'une explication qui veut demeurer scientifique.

M. BARON a bien senti que la cause d'une variation de cette nature était loin dans le passé en écrivant que la variation *accidentelle* est préparée par une propriété physiologique que possédaient les ascendants de l'être où elle se manifeste.

Il résulte de ces considérations que la formule de DELBŒUF, établie pour une cause de variation constante, ne vise que des cas complexes ou particuliers en ce qui touche aux relations des êtres avec les causes ambiantes de variations.

*
* *

III.

Voyons maintenant si, même dans ces cas complexes ou particuliers, la formule :

$$\alpha^n A + \frac{n}{1}\alpha^{n-1}\alpha' A_1 + \frac{n(n-1)}{1.2}\alpha^{n-2}\alpha'^2 A_2 + \ldots\ldots + \alpha'^n A n$$

pourrait nous rendre compte de la formation d'une race nouvelle.

Si nous considérons une espèce animale à un moment donné, elle constitue un ensemble homogène (ou à peu près homogène). Si nous

(1) Ce résumé est de M. DELBŒUF (*Cosmos*, 16 mai 1891). On peut voir la démonstration de cette proposition (*Revue philosophique*, mars-avril 1891), ainsi que la curieuse application qu'en fait l'auteur pour expliquer l'apparition de la sexualité chez les Infusoires.

considérons à un autre moment du temps une autre espèce, transformation de la première, elle constitue un autre ensemble homogène. — Un ensemble homogène s'est transformé en un autre ensemble homogène.

Or, la formule nous montre que, partis de l'homogène A, nous sommes arrivés à l'hétérogène A_1, A_2, A_3... A_n , et cela *sans aucun moyen d'en sortir jamais,* à moins de faire intervenir une condition nouvelle. On a donc négligé, dans les données du problème, un phénomène naturel très important. Il s'agit de savoir lequel.

On peut bien, en effet, trouver dans un région *quelques* formes passant les unes aux autres par des gradations mesurées ; mais il s'agirait ici d'une *infinité* de formes insensiblement reliées depuis A jusqu'à A*n*. Cela n'arrive jamais.

Et même, le théorème y perd sa signification (1) ; car, pourquoi mettre à part les formes A et toutes ensemble les autres : A est aussi voisin de A_1 que A_1 l'est de A_2. Ils ne sont *biologiquement* séparables par aucun caractère *apparent* ou *latent.*

Pas de caractères différenciels apparents : car, par hypothèse, essentielle à mon sens, A_1 a subi une variation assez faible pour ne pas donner prise encore à la sélection naturelle ; et y en eût-il qu'il faudrait pour la même raison séparer A_1 de A_2.

Pas de caractères latents : car il s'agit de descendants d'un même ancêtre ayant subi les mêmes actions, et cela est si vrai que les A_1 de la $(n+1)^{\text{ème}}$ génération seront produits :

$$\left.\begin{array}{l}\text{en partie par les } A_1 \\ \quad\text{»} \qquad \text{»} \qquad A\end{array}\right\} \text{de la } n^{\text{ème}}$$

Ne sommes-nous pas le jouet d'une combinaison de symboles ?

Dira-t-on pour sortir de ce mauvais pas : les espèces voisines confondant leurs caractères dans certains individus appelés « formes de passage » il est possible de choisir un terme A_k tels que les êtres

$$A \quad A_1 \quad A_2 \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots A_K$$

constituent une espèce et

$$A_{K+1} \quad A_{K+2} \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots A_n$$

une autre espèce.

(1) Se reporter aux conclusions exprimées pages 133 et 134.

Mais alors, suivant la place de A_K dans la série, suivant aussi la valeur du rapport $\frac{\alpha'}{\alpha}$ qui intervient, le théorème sera vrai ou ne le sera pas. C'est-à-dire la variété sera moins nombreuse ou plus nombreuse que la forme type, suivant le cas. Et il ne reste plus rien de la loi en tant que susceptible d'expliquer la formation des espèces.

Un darwiniste ne serait pas embarrassé de simplifier la formule pour la faire concorder avec la nature. En effet : la modification qui se produit est favorable ou n'est pas favorable à l'espèce.

Si elle est favorable, les variétés, étant placées dans de meilleures conditions que la forme type, l'emporteront sur elle dans la lutte pour la vie et il ne restera au bout de quelque temps que les formes voisines de A_n, les autres ayant disparu.

Si au contraire la modification est défavorable, les variétés disparaissent à mesure qu'elles sont produites et la forme A avec les voisines persiste seule.

Et si la variété est indifférente au point de vue des conditions de vie ! Alors..... les formes intermédiaires disparaissent.

La formule est même parfaitement superflue ; et voilà comment grâce à une variation perpétuellement reproduite, une espèce peut varier ou demeurer fixe ou faire les deux à la fois. Pour préciser ce résultat un peu vague il resterait seulement à définir ce qu'est une condition favorable.... et ce n'est pas une petite affaire. Il ne peut être question de perfectionnement ou de complication organique, puisque de nombreux êtres ont été produits par régression ou simplification (Formes fixées et parasites). La définition ne peut même être *morphologique*, c'est-à-dire avoir pour base la forme des organes, elle est nécessairement *physiologique* ou fondée sur la manière dont ils fonctionnent. Je crains même que dans bien des cas elle soit tout simplement *psychologique*. A moins que, après avoir assuré que l'espèce a persisté par le fait de cette qualité favorable on n'assure encore que cette qualité était favorable puisqu'elle a fait persister l'espèce. Et je crois bien u'au fond tout le Darwinisme tient dans ce petit cercle vicieux.

Mais, renonçons à la quiétude que donne la foi en la sélection naturelle, et voyons si le but serait plus prochain en étudiant l'effet non plus d'une variation constante, mais bien d'une cause constante

c'est-à-dire telle que son effet soit proportionnel au carré des temps.

A la $n^{\text{ème}}$ génération nous aurions les formes

$$Ap \qquad Ap_{+1} \ \ldots\ldots\ldots\ldots \ An \ (1)$$

Les coefficients de chacune sont faciles à calculer; mais leur expression est très compliquée et n'a pas, comme nous le verrons, d'intérêt biologique. Il n'importe pas que nous les connaissions, désignons-les par :

$$Np \qquad Np_{+1} \ \ldots\ldots\ldots\ldots \ Nn$$

Les formes variées sont déjà moins nombreuses que dans le cas de Delbœuf ; mais cela ne suffit pas encore ; car, à mesure qu'un type peu varié a disparu, plusieurs types très variés se sont produits. Nous avons établi qu'une forme peu variée disparaissait toutes les $\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'}+1}$ générations ; il en a donc disparu en tout

$$\frac{n}{\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'}+1}}$$

il en reste seulement

$$n\left[\frac{\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'}+1}-}{\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'}+1}}\right]$$

et c'est encore beaucoup trop.

Donc, en ce point de notre étude, il faut, pour concorder avec les faits biologiques, faire intervenir une condition de plus.

(1) Je rappelle que les formes les moins variées ont, dans cette hypothèse, *nécessairement* disparu (voir p. 137 et 138).

*
* *

IV.

Dans l'exemple cité précédemment des sacs de boules blanches et noires, la variabilité indéfinie était limitée par une des conditions du problème, à savoir qu'on doublait chaque demi-sac *proportionnellement* au nombre de blanches et de noires qu'il contenait. Un sac tout blanc et tout noir obtenu ne pouvait plus changer, l'ensemble complexe des causes de variations n'avait plus de prise sur lui.

De même, dans le cas étudié par M. Baron d'un Européen introduit périodiquement dans une île peuplée d'abord de nègres, il y avait une limite biologique : tous les nègres transformés en blancs, l'introduction ultérieure d'un blanc n'avait plus d'effet.

Une limite infranchissable pour chaque variation paraît ainsi exister dans les actions des forces naturelles. Il y a des forces constantes qui durent depuis le commencement du monde et les effets qu'elles ont produits, loin d'aller toujours en croissant, sont depuis longtemps stationnaires. Par exemple, la lumière développe d'une façon très énergique et très rapide de la chlorophylle dans les plantes. Une feuille d'abord jaune devient d'un vert léger, qui se fonce pendant quelque temps, puis demeure invariable pour une longue période. Il est d'autre part presque sûr que les grands Cryptogames fossiles, ne possédaient pas une moindre quantité de chlorophylle que ceux d'aujourd'hui, auxquels ils ressemblent tant par leur appareil végétatif et reproducteur.

Des faits innombrables montrent ainsi que l'effet produit par un facteur cosmique atteint une limite qu'il ne dépasse plus jamais ou autour de laquelle il oscille, si longtemps que puisse durer ensuite la force cause. Il se détermine, en un mot, un état d'équilibre sinon éternel, du moins relativement très long.

Or ni la formule de Delbœuf ni celle que nous donnerait une action constante ne rendent compte de cet état d'équilibre.

Mais remarquons que la formule :

$$y = Kt^2$$

qui nous sert de point de départ n'est exacte que si *l'on ne tient pas compte du frottement.*

Le frottement est une condition difficile à mettre en symboles. Nous savons seulement qu'il a une composante opposée au mouvement, c'est-à-dire que dans les cas biologiques il s'opposerait à la variation.

Cette condition analogue au frottement doit être distinguée de l'hérédité. Nous avons déjà tenu compte de celle-ci. Son effet peut être défini : le rapport à chaque instant des individus invariés aux individus variés. Soit :

$$H = \frac{1}{y} = \frac{1}{Kt^2}$$

C'est ce que nous pouvons appeler l'*hérédité statique* pour la distinguer d'une autre que nous rencontrerons.

Un corps en mouvement éprouve du frottement par cela qu'il prend des contacts continus ou périodiques ou intermittents avec d'autres objets sur lesquels la force qui l'anime n'a pas d'action, et le frottement a d'autant plus d'effet que les contacts sont plus larges.

De même, un être vivant est un ensemble plus ou moins harmonique d'organes liés les uns aux autres. Si une condition de milieu peut faire varier l'un de ceux-ci sans ébranler les autres, les relations nécessaires de l'organe modifié avec ceux qui ne le sont pas déterminent un frottement qui tempère et finalement limite la variation.

Donc il y aura d'autant plus de frottement et d'autant moins de variabilité :

I. Que les organes de l'être considéré seront plus étroitement et plus constamment liés entre eux ; c'est-à-dire que cet être sera plus différencié déjà ou plus élevé en organisation.

II. Que l'organe sur lequel l'action de milieu pourrait s'exercer est plus important dans l'animal, c'est-à-dire est en rapport avec un plus grand nombre d'autres.

Ce peu de variabilité des organes importants explique le principe de la subordination des caractères.

Et il y aura d'autant plus de variabilité ou d'autant moins de frottement :

I° Que l'organe susceptible de varier est moins important, c'est-à-dire lié avec moins d'autres ou moins lié avec d'autres.

II° Que la condition de milieu peut intéresser un plus grand nombre de fonctions et par suite d'organes. — Tel est le cas du parasitisme qui, portant sur toutes les fonctions de relation et de nutrition, transforme les êtres au point de leur faire perdre même les caractères de leur embranchement.

Lorsque le frottement est suffisant pour arrêter la variation on dit que l'être est *adapté* aux conditions du milieu. Lorsque le frottement n'a pas entravé la variation trop tôt l'être est devenu *bien adapté* à son milieu. Dans le cas contraire, il est *mal adapté* au milieu (1).

Parmi les êtres mal adaptés au milieu d'une époque, doivent se trouver ceux qui étaient les mieux adaptés aux conditions différentes d'une époque antérieure ; c'est-à-dire ceux dont quelques organes avaient varié beaucoup ou dont beaucoup d'organes avaient varié. Ils ont en quelque sorte atteint le maximum de frottement possible entre les organes et ne peuvent plus prêter à aucune modification notable.

Nous retrouvons ainsi une idée fréquemment exprimée par M. Giard et qui rend compte des changements profonds dans le faciès des faunes qui se sont succédé dans les temps géologiques.

(1) Lorsque des êtres sont mal adaptés au milieu d'une époque donnée, c'est que justement ils ne sont plus assez plastiques pour être modifiés par ce milieu. Il ne faut donc pas s'attendre à voir un ou quelques-uns d'entre eux présenter, par hasard, une variété qui, par hasard, pourrait rendre la situation meilleure dans les conditions actuelles et sauver une partie de l'espèce en la transformant. Quand une race est trop mal adaptée à son milieu, elle est toute condamnée et disparaît toute. Voudra-t-on néanmoins dire qu'il y a là *sélection*. Soit ; mais de telles sélections n'ont pas la portée d'un facteur primordial de l'Evolution. Elles sont un résultat de cette Évolution, non pas une cause qui la produit ou la règle.

BIBLIOTHÈQUE

Quoi qu'il en soit nous pouvons considérer comme acquis que par frottement ou adaptation un être ne peut pas indéfiniment varier. — Si la variabilité est très faible ou très rapide pour la condition de milieu et l'espèce considérée, ni la formule de DELBŒUF, ni celle de la force constante ne peuvent s'appliquer.

Elles n'ont évidemment aucune raison d'être :

1° Si l'être ne réagit pas du tout et reste invariable ;

2° Ou bien s'il réagit si vite que dans quelques générations toute l'espèce sera transformée en une autre. Ce cas n'a rien d'embarrassant pour les théories évolutionnistes.

L'hypothèse qu'il y a lieu d'examiner surtout est celle où par grande variabilité ou frottement faible au début, il peut se produire successivement des formes de plus en plus variées. A, A_1 A_2 A_n ; et c'est la persistance possible de ces formes qui nous embarasse pour l'instant. Dire que le frottement est faible au début, c'est admettre qu'il se manifeste d'une façon sensible seulement quand il se produit des formes assez éloignées du type primitif. Dans ces conditions, et pour ces cas, en présence de la difficulté à symboliser un frottement insensiblement croissant, nous pouvons remplacer le problème qui nous occupe par un autre qui nous donne une approximation première : et supposer simplement que l'espèce, partant de la forme A, arrive à une forme A_n qu'elle ne peut plus dépasser jamais, n étant fixé.

De sorte que, avec la formule de DELBŒUF, au bout de n + générations, on aurait toujours n formes, quel que soit q.

$$\alpha^{n+q} A + C_1^{n+q} \alpha^{n+q-1} \alpha' A_1 + \ldots + C_{n-1}^{n+q} \alpha^{q+1} \alpha'^{n-1} A_{n-1} + A_n \sum_{n}^{n+q} C_k^{n+q} \alpha'^k \alpha^{n+q-k}$$

La formule obtenue avec l'action d'une force constante serait

$$N_p A_p + N_{p+1} A_{p+1} + \ldots\ldots\ldots + N_n A_n$$

Il a disparu une forme toutes les $\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1}$ générations, soit en $n + q$

$$\frac{n+q}{\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1}}$$

Pour qu'il reste seulement des An il faudrait que les $n - 1$, premières formes aient disparu, d'où la condition

$$\frac{n + q}{\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1}} = n - 1$$

$$n + q = (n - 1)\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1}$$

$$q = n\left[\sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1} - 1\right] - \sqrt{\frac{\alpha}{\alpha'} + 1}$$

Donc, si grand que soit q, dans l'hypothèse de Delbœuf il y aura toujours des êtres A, A_1, A_2, A_n, tandis que sous l'action d'une force naturelle, dès que q aura atteint une certaine valeur donnée par l'expression précédente il ne restera *nécessairement* que la forme la plus variée.

La théorie de l'Évolution implique comme nécessité la disparition des formes intermédiaires, ou mieux à mon sens des formes préparatoires, puisqu'on ne les rencontre à peu près jamais *à une époque donnée*. Or, dans l'hypothèse de Delbœuf, cette disparition est *probable*, encore que sa probabilité dépende de la valeur du rapport $\frac{\alpha'}{\alpha}$; dans l'hypothèse de la sélection naturelle la disparition est *possible*.

Tandis que en considérant les effets d'une force constante la disparition de toutes les formes préparatoires est nécessaire et certaine, et l'on peut en fixer la date en fonction du rapport $\frac{\alpha}{\alpha'}$ et du nombre de générations nécessaire pour que les êtres les plus rapidement variés soient *adaptés* à la condition du milieu.

Donc, en considérant l'action d'une force naturelle constante, on se rend un compte rigoureux de la formation des homogènes provisoires que nous appelons espèces, et de plus, comme nous l'avons dit, le point de départ est susceptible de vérification expérimentale. Cette condition de frottement ou de l'adaptation nous fait comprendre que dans une expérience préparée pour vérifier les lois de la variation il faudrait choisir une espèce qui ne réagît pas rapi-

dement pour n'arriver pas trop tôt au maximum de saturation, époque à partir de laquelle il ne se produit plus rien.

*
* *

V.

S'il était question d'êtres sexués, les individus affectés de la variation se croisant avec ceux qui ne la possèdent pas, l'espèce toute entière sera bien plus sûrement modifiée — à la condition évidente que la variation soit renouvelée un nombre suffisant de fois.

M. Baron l'a très bien montré en profitant de sa remarque que la variation pouvait survenir périodiquement au lieu d'être continue. Soit un type A dont 1 individu devient A_1 pour k-1 qui demeurent fixes.

Laissons écouler un temps suffisant pour que les croisements complets s'effectuent, l'espèce à ce moment sera composée d'individus que nous pouvons désigner par $A_{\frac{1}{k}}$.

Nouvelle manifestation de la variété

$$k - 1 \text{ individus demeurent } A_{\frac{1}{k}},$$

tandis que 1 devient $A_{1+\frac{1}{k}}$ soit $A_{\frac{k+1}{k}}$.

Nouveaux croisements, le type moyen sera $A_{\frac{2}{k}}$.

Après une autre apparition de la variété et mélange, l'espèce sera composée d'êtres $A_{\frac{3}{k}}$.

Après k opérations toute l'espèce est devenue A_1. Et si A_n est la forme la plus variée possible, il faudra nk opérations pour l'atteindre.

Donc, les mêmes réserves faites quant à la complexité des cas où peut s'appliquer cette formule, nous voyons qu'avec la condition du

croisement, elle rend mieux compte de la transformation d'une espèce en une autre.

Voyons ce qui se serait produit sous l'influence d'une force naturelle constante.

A la première action $k - 1$ individus demeurant A, 1 devient A_1. Au bout d'un temps suffisant le mélange aura donné un type moyen de forme $A_{\frac{1}{k}}$ .... *au moins,* car la vitesse acquise fait continuer la variation pendant ce temps suivant la formule

$$y = \frac{1}{k-1}\, t.$$

Mais ne tenons pas compte de ce phénomène, nous resterons ainsi au-dessous du résultat vrai.

La seconde manifestation de la force laissera $k - 2^2$ individus de forme $A_{\frac{1}{k}}$, tandis que 2^2 seront transformés en $A_{\frac{k+1}{k}}$. Après mélange l'individu moyen sera $A_{\frac{1+2^2}{k}}$.

On aura successivement des individus $A_{\frac{1+2^2+3^2}{k}}$, etc..... $A_{\frac{1+2^2+3^2+\ldots\ldots+p^2}{k}}$, et si An est la forme la plus variée possible, on l'obtiendra au bout de p actions (AU PLUS), p étant donné par la relation

$$1 + 2^2 + 3^2 + \ldots\ldots\ldots + (p-1)^2 + p^2 = nk.$$

Pour prendre des chiffres, supposons par exemple qu'il varie 1 individu pour 1000.

$$k = 1000$$

soit $n = 100$.

Dans l'hypothèse de DELBŒUF, l'espèce serait transformée après

100.000

apparitions de la variation.

Dans le cas d'une force naturelle constante, avec les mêmes nombres il faudrait au plus

$$66$$

effets de la force.

Donc si les forces naturelles sont capables d'action, c'est évidemment avec une extrême énergie. Les effets se produisent avec une progression bien plus que suffisante pour comprendre les rapides transformations des faunes.

*
* *

VI.

Il nous paraît donc nécessaire d'admettre qu'une cause constante de variation doit, comme toutes les forces constantes, avoir des effets proportionnels aux carrés des temps ; et il nous semble possible de demander à l'expérience la vérification de cette loi en supprimant autant qu'on le peut ce que nous avons comparé au frottement.

Mais il est un autre résultat qu'il faut encore attendre. Reprenons la comparaison d'une espèce en train de varier avec un corps en mouvement : l'état de l'espèce à chaque instant étant donnée par la formule

$$e = 1/2\ Kt^2.$$

Or, on sait que si la cause constante cesse brusquement d'agir, le mobile n'en continuera pas moins sa course d'un mouvement uniforme, c'est-à-dire avec une vitesse constante, et dans cette nouvelle période, les états de l'espèce évoluant ou les espaces parcourus par le mobile seraient donnés par la formule

$$e = Kt.$$

Nous serions donc conduits à croire qu'une espèce soumise à une cause constante de variation réagit et se transforme ; puis, que si la

cause disparaît, l'évolution commencée continue sa marche, quoique moins rapidement — dans la mesure où le permet, comme nous l'avons dit, l'adaptation ou le frottement. Et si l'adaptation rend impossible toute variation ultérieure, alors, mais alors seulement, l'impulsion laissée par la force disparue s'évanouit à son tour pour jamais. — Mais, la réflexion nous l'indique et les faits le confirment, si des êtres se sont trouvés trop complètement adaptés à leur milieu, ils sont aussi devenus étroitement dépendants de ce milieu et toute modification de celui-ci leur est fatale et les anéantit. En sorte que les espèces qui sont parvenues jusqu'à nous après divers changements dans leurs conditions de vie, n'ont pu le faire qu'en raison même de la plasticité où les avait laissés chacun des milieux traversés. — C'est dire que toutes les forces constantes, dont l'ensemble constituait chaque milieu, ont laissé dans ces êtres des impulsions durables. Or, c'est de ces êtres seuls qu'il va être question maintenant.

Est-il conforme aux données biologiques d'admettre la réalité de pareilles impulsions? La question n'ayant jamais été posée, il est difficile d'y trouver une réponse dans les résultats acquis sans cette préoccupation. Remarquons toutefois qu'il ne s'agit pas là de problème insoluble ni de proposition invérifiable ; les êtres inférieurs : champignons, microbes, etc., polymorphes dans les différents milieux et dont les générations se succèdent si fréquemment, peuvent fournir les éléments d'une recherche expérimentale.

Mais, sans spéculer sur des espérances, il me semble que les données ontogéniques acquises aujourd'hui, nous permettent déjà de considérer cette proposition comme vraie. Ne nous donne-t-elle pas en effet, le sens intime et l'explication du théorème de Fritz Mueller, le plus beau et le plus fécond qui ait été formulé en Morphologie :

« L'ontogénie reproduit la phylogénie ».

Il faut entendre par là que chaque individu dans son développement, répète la succession de toutes les formes autrefois traversées par sa race. La démonstration de cette loi sort éclatante de toutes les recherches d'embryologie et d'éthologie, et si l'on peut signaler quelques exceptions, elles se comprennent aisément comme

corollaires du principe de LAMARCK, auquel d'ailleurs se rattache étroitement, lui aussi, le théorème en question.

Cette proposition fondamentale n'est pas contenue dans le Darwinisme, autrement dit, elle ne découle pas comme une conséquence nécessaire des principes essentiels de la théorie. Elle est à côté de la doctrine de DARWIN, juxtaposée à elle ; mais non pas renfermée dans elle. Et même, à bien y regarder, ne serait-elle pas contradictoire avec la théorie de la sélection naturelle ?

Il est en effet des cas où la loi de FRITZ MUELLER est moins manifeste, où les stades ontogéniques sont moins exprimés et qu'on désigne sous les noms d'*Embryogénies condensées* ou *raccourcies*. Or, les périls de la lutte pour la vie ou les causes de destruction étant beaucoup plus considérables pour des embryons ou des larves que pour des adultes, les espèces les mieux douées seront précisément celles dont les jeunes acquéreront le plus rapidement possible la forme parfaite ; celles dont l'embryogénie sera *condensée*. Ce qui revient à dire que le Darwinisme explique pourquoi le théorème ne s'applique pas ; mais non pas du tout pourquoi il demeure encore vrai malgré que la sélection naturelle ait pu faire pour le réduire.

Au premier abord cette remarquable formule ne paraît pas mieux dériver du principe de LAMARCK. S'il est, en effet, vrai que les formes diverses, revêtues par une race dans le cours des âges, ont été le résultat de l'action des milieux divers successivement rencontrés, comment se fait-il que chaque individu dans son développement, revête de nouveau ces formes alors qu'il ne rencontre plus la série des mêmes milieux ? Et si une force naturelle a été cause d'une modification, comment l'effet peut-il se manifester encore lorsque la cause n'y est plus ?

Il est difficile d'accorder entre eux ces phénomènes à moins de concevoir chaque action de milieu, tant qu'elle dure, comme une force constante, et cela est je crois légitime. Pour variables qu'elles soient, les causes cosmiques peuvent être considérées comme constantes dans le temps qui suffit pour modifier profondément une espèce. Et d'autre part, les êtres mobiles n'ont pas changé leur habitat ou leurs conditions de vie d'une façon tellement fréquente qu'ils ne puissent être considérés comme ayant été soumis à des forces constantes pendant des temps suffisants pour qu'elles aient agi.

Or, chaque force constante qui a disparu ou à laquelle l'espèce a été soustraite, a laissé dans chacun des individus qui vivaient à ce moment-là une impulsion capable de reproduire indéfiniment la variation — jusqu'à adaptation complète. Et maintenant, *l'adaptation complète ne peut plus se produire*, car les êtres considérés, soumis à d'autres actions, se modifient. — Le mobile en marche, représentant de l'espèce plastique, est sollicité dans une autre direction, et l'impulsion de la force disparue n'est plus qu'une composante de sa trajectoire. C'est dire que dans les formes revêtues désormais par l'espèce ne se trouvera plus celle vers laquelle elle tendait, et dans laquelle le frottement aurait anéanti l'impulsion. — Celle-ci restera donc, latente peut-être, mais *éternellement* attachée à l'espèce. En outre, chacun des individus, qui plus tard composeront l'espèce en question, n'est que la suite ou le prolongement d'un individu antérieur, il porte donc lui aussi toutes ces impulsions latentes (1).

Un être donné peut, en effet, être considéré comme une somme d'éléments anatomiques, qui se multiplient de façon que l'être devient de plus en plus volumineux. Lorsqu'il a atteint la taille compatible avec son milieu et sa structure, la multiplication de ses éléments s'arrête, sauf en certaines régions qui dès lors se désignent comme génitales — si même des caractères de forme ne préviennent à l'avance du rôle qu'elles ont à jouer plus tard.

Lorsque l'être est adulte, les quelques cellules qui peuvent continuer à se multiplier subissent cette multiplication parfois sans quitter leur place, il se produit alors des bourgeons. Dans d'autres cas, plus répandus encore, elles s'écartent de l'être auquel elles appartiennent (spores, éléments sexuels) pour poursuivre leur multiplication. Dans un mode ou dans l'autre, l'être initial continue simplement sa croissance ; mais au lieu que ce soit en tous les points de sa masse, c'est en quelques-uns seulement.

Les éléments génitaux peuvent donc se concevoir d'une part comme appartenant à l'être qui va se continuer et comme portant, par suite, les impulsions laissées par toutes les forces qui ont agi sur lui. C'est ainsi que des éclats sortis d'un astre qui se brise, sollicités par toutes les forces qui l'animaient lui-même, continuent son mou-

(1) Cette idée, malgré la première apparence, est essentiellement différente de celle de la continuité du protoplasma exprimée par WEISSMANN.

vement. Que l'astre disparaisse ou non, ils n'en traceront pas moins son éternelle trajectoire.

D'autre part la cellule émigrée a rompu toute liaison avec les autres parties de l'organisme. Or ces liens qui unissent entre elles les cellules somatiques, et qui leur attachaient aussi les éléments sexuels avant leur maturité, sont précisément les causes qui maintiennent à l'état de composantes occultes les impulsions laissées par les forces anciennes (1). Libre de ces liens, la cellule génitale va pouvoir réagir à toutes les impulsions qui la travaillent.

Le théorème de Fritz Mueller est donc une conséquence directe du principe de Lamarck tel que nous le comprenons ; et cette conséquence est déterminée par les trois conditions suivantes :

1° Les forces qui ont modifié les races ayant été des *forces constantes* ont laissé une impulsion dans chaque individu et en particulier dans les cellules génitales qui en sont des parties intégrantes.

2° Les cellules génitales deviennent indépendantes ; les effets des forces disparues vont se manifester à nouveau.

3° Ces parties de l'être capables encore de multiplication, se séparent de lui à l'état des plus simples entités vitales que nous connaissions, toutes les impulsions latentes dans l'être retrouvent leur expression, en partant de cette forme si simple par laquelle il a lui-même autrefois nécessairement passé.

Le théorème perdra sa signification rigoureuse si l'une de ces conditions n'est pas remplie. C'est la dernière surtout qui est sujette à exceptions.

Les forces constantes qui ont agi sur l'espèce ont agi chacune sur une forme donnée, définie par un certain arrangement des parties et certaines connexions des organes. L'élément génital se présentant d'abord comme une simple cellule, parmi toutes les impulsions en jeu, celles-là seules manifestent d'abord leur effet qui ont autrefois ébranlé le protoplasma primordial et peu différencié. Puis au fur et à mesure que, par ce fait, se reproduisent les apparences que l'action des forces elles-mêmes avaient autrefois déterminées, d'autres impulsions retrouvent la forme sur laquelle elles

(1) Voir page 148.

sont actives, la modifient pour donner la suivante, et ainsi de suite jusqu'à épuisement de la série phylogénique.

Il est alors aisé de comprendre que, si des causes mécaniques ou éthologiques récentes agissent sur un être donné de façon que parmi les régions modifiées se trouve la région génitale, il se pourra que les cellules émigrantes ne quittent plus l'organisme sous la forme la plus simple possible ; que par exemple l'œuf emporte avec lui d'énormes réserves, ce qui pour bien des cas peut se comprendre par le fait de sa séparation d'avec le milieu extérieur par une coquille protectrice. Alors, la première forme indépendante n'étant aucune de celles sur lesquelles les forces anciennes ont agi, l'impulsion laissée par ces forces, et toujours conservée, ne produira plus exactement le même effet, pour ne s'exercer plus sur la même matière.

D'une façon plus générale même, toute action de milieu qui par l'intermédiaire d'une habitude ou autrement a pu modifier la cellule génitale avant son départ de l'organisme, ou plus tard l'embryon, est perturbatrice dans la répétition ontogénique des formes passées. C'est comme si un copiste en reproduisant un manuscrit intercalait çà et là quelques passages de son crû. Sans doute que la critique peut y être trompée ; mais elle n'est pas désarmée cependant pour déceler l'erreur.

L'embryologiste est peut-être mieux en garde que le paléographe; car la plupart du temps des êtres adultes assez voisins, n'ont pas eu leur ontogénie troublée pour les mêmes raisons. Il existe, pour ainsi dire, plusieurs transcriptions faites par des copistes différents, les passages nouveaux dus à leur fantaisie, ne seront pas dans tous les cas ajoutés aux mêmes endroits, ni de la même façon ; il est alors moins difficile de reconnaître le texte original dans la partie commune aux diverses reproductions.

On voit dans tous les cas que le principe de Lamarck prévoit à la fois la loi de Fritz Mueller et les exceptions qu'elle peut présenter.

Nous avons défini l'*hérédité statique* comme la résistance que présente chaque espèce en présence d'une force actuellement agissante, on pourrait peut-être appeler *hérédité dynamique* celle qui conserve, dans chaque être, les impulsions dues à toutes les forces

disparues et qui peut faire indéfiniment renaître les effets de ces forces pour peu que les circonstances redeviennent propices. Elle comprend toutes les réapparitions ataviques ou tératologiques.

Ces deux modes de l'hérédité ne semblent pas au reste essentiellement différents l'un de l'autre.

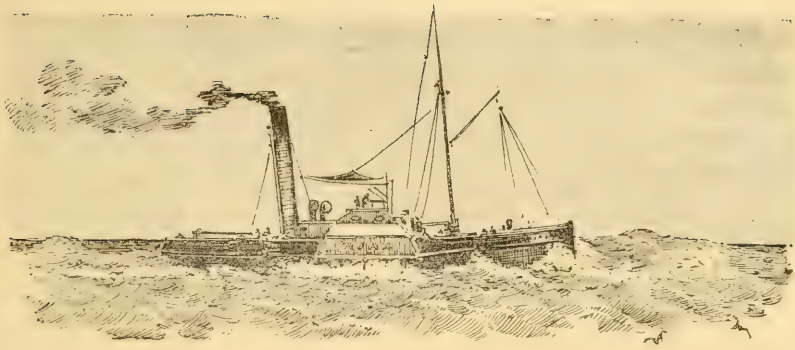
Arrêtons là pour aujourd'hui ces quelques remarques qui sont dans notre esprit beaucoup plus un appel à l'expérimentation qu'un ensemble de conséquences fermement assises.

Le principe de Lamarck peut être considéré comme le point de départ le plus solide et le plus scientifique pour l'étude des moyens par lesquels s'est faite l'évolution. C'est à le préciser et à le fixer que doivent aujourd'hui tendre les efforts de tous ceux qui ont à cœur d'apporter quelque clarté dans ces difficiles et capitales questions.

Paris, 30 Juillet 1891.

P. S. Au moment de mettre sous presse je prends connaissance d'un article de M. G. Sorel (Les Lois mathématiques de M. Delbœuf. *Revue Scientifique* du 9 avril 1892), trop tard par conséquent pour avoir pu en parler à propos dans le cours de cette étude. Je veux toutefois le signaler, en raison de l'intérêt qu'il m'a semblé présenter.

F. H.



LES AMPHIPODES DU BOULONNAIS (1)

PAR

JULES BONNIER.

> It is only by dissecting and mounting the organs of the Amphipoda that their structure can be fully and properly seen.
>
> A. M. NORMAN, *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 1889, p. 445.

Planches V-VIII.

Les Crustacés qui sont décrits dans les lignes qui suivent proviennent des dragages effectués, en juillet et août 1890, dans les zones profondes du Pas-de-Calais, sous la direction de M. JULES RENAUD, ingénieur-hydrographe de la marine, en vue du projet d'établissement d'un pont sur la Manche. Une partie des résultats zoologiques de ces dragages a été consignée soit dans le « Rapport sur la reconnaissance hydrographique et géologique du Pas-de-Calais » (2), soit ici même, dans le *Bulletin* (3). En attendant un

(1) Voir : Les Amphipodes du Boulonnais, I, *Unciola crenatipalmata* SPENCE BATE, *Bulletin scientifique*, T. XX, p. 373, Pl. X-XI, 1889 ; *Microprotopus maculatus* NORMAN, *Cressa dubia* SP. BATE, Id., T. XXII, p. 173, Pl. VIII-X.

(2) Le Pont sur la Manche, second mémoire justificatif de la demande en concession, etc. Rapport sur la reconnaissance hydrographique et géologique du Pas-de-Calais, par M. J. RENAUD, p. 24.

(3) Voir E. CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *Bull. scientif.*, T. XXIII, p. 467, et *Travaux du Laboratoire de Wimereux-Ambleteuse*, T. VI.

travail complet sur les faunes profonde et pélagique du détroit, je ne veux ici étudier et discuter que quelques espèces rares et critiques d'Amphipodes. Qu'il me soit permis auparavant d'adresser à M. Jules Renaud tous mes remerciements pour l'accueil si cordial que j'ai reçu à bord de l'*Ajax*.

LYSIANASSIDES.

Parmi les Amphipodes de la tribu des *Gammaridea*, la famille des *Lysianassidæ* est l'une de celles qui présentent le plus d'homogénéité dans son aspect général comme dans la constitution particulière de chacun de ses appendices. Aussi tous les types de cette famille furent-ils longtemps confondus sous le même terme générique de *Lysianassa*. Mais, par ce fait même qu'il est facile, grâce à cette apparence uniforme, de déterminer rapidement le groupe auquel ils appartiennent, il devient très difficile de les différencier l'un de l'autre aux points de vue générique et spécifique. Un exemple suffira pour montrer les réelles difficultés que présente la détermination de ces Amphipodes. On n'a qu'à lire pour cela la révision des Lysianassides des « British sessile Eyed Crustacea » conservés dans les collections du British-Museum, publiée récemment par M. A. O. Walker (1) et l'on verra que le plus souvent les tubes contenant les exemplaires typiques ayant servi aux descriptions de l'ouvrage classique sur les Edriophthalmes d'Angleterre renferment, sous une même étiquette, des espèces et même des genres absolument distincts !

Aussi, les naturalistes modernes qui se sont occupés de ce groupe, ont-ils compris que la confusion ne pouvait cesser que par la précision des descriptions et le nombre des figures : les beaux travaux de Stebbing, Hansen, et surtout G. O. Sars ont montré comment les Lysianassides devaient être étudiées. Malheureusement ces auteurs n'ont pas encore essayé de simplifier le travail nécessaire pour arriver à une détermination exacte de ces animaux en établissant, au lieu de longues descriptions minutieuses, des diagnoses courtes basées sur les véritables différences morphologiques de la

(1) A.-O. Walker, On the Lysianassides of the « British sessile Eyed Crustacea » Bate et Westwood, *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, feb. 1892, p. 134.

structure des somites et de leurs appendices, ou des clefs dichotomiques permettant d'arriver au genre et à l'espèce par l'examen d'un petit nombre de caractères, sans avoir à comparer une à une les descriptions et les figures des nombreux types qui constituent la famille des Lysianassides.

La famille des *Lysianassidæ* se distingue des autres Gammarides par plusieurs caractères qui, pris séparément, peuvent se retrouver dans bien d'autres familles, mais dont l'ensemble constitue un groupe naturel parfaitement défini. La forme générale du *corps* est ramassée et trapue, aspect dû surtout au grand développement des plaques coxales (épimères des auteurs) des quatre premières paires de peréiopodes : la quatrième, qui est d'ordinaire la plus grande, est découpée postérieurement pour recevoir le coxopodite arrondi de l'appendice suivant. Les lames pleurales des trois premiers somites du pléon sont également très développées, de façon à cacher les derniers somites, quand l'Amphipode se ramasse sur lui-même. L'*antennule* est plus courte que l'antenne, ses trois premiers articles, ou protopodite, sont courts et épais ; le premier article du flagellum est le plus souvent allongé et couvert de longs poils sensitifs disposés en rangées parallèles ; il y a un flagellum accessoire. L'*antenne* a son coxopodite libre et le flagellum est très développé surtout dans le sexe mâle. L'*épistome* forme sur la ligne médiane de la face une crête saillante qui surplombe la lèvre supérieure. La *mandibule* est simple, sans dents compliquées, le tubercule molaire est rudimentaire ou manque : le palpe mandibulaire est bien développé et triarticulé. La *première maxille* est, dans la plupart des genres, remarquable par l'allongement de l'ischiopodite, le basipodite étant réduit à une petite lacinie avec quelques soies, généralement deux : le carpopodite, en forme de palpe, est large et aplati. Le *maxillipède*, le plus souvent à sept articles, présente d'ordinaire les lobes du basipodite et de l'ischiopodite bien développés. Le *deuxième peréiopode* est remarquablement étroit et allongé avec un propodite couvert de longs poils tactiles et avec un dactylopodite rudimentaire. Les *branchies* sont très développées et présentent généralement des lamelles transversales sur une ou sur les deux faces.

Les Lysianassides présentent leur maximum de développement

dans les régions polaires où l'on trouve les plus nombreux et les plus grands exemplaires de la famille. Ils sont carnivores et sont les plus actifs des nettoyeurs des squelettes de cétacés, des poissons, des grands crustacés, etc. (1).

La *première maxille*, telle qu'elle vient d'être décrite, peut servir à caractériser la plupart des formes de la famille de *Lysianassidæ*; mais, chez quelques-unes elle présente des modifications très nettes, qui permettent de les distinguer aisément parmi les genres nombreux, si voisins les uns des autres, qui constituent l'ensemble du groupe. Au lieu d'avoir le cinquième article, ou carpopodite, bien développé et formant avec le méropodite la lame aplatie que les auteurs désignent sous le nom de palpe, la maxille, chez plusieurs genres, présente une réduction très accentuée de ces articles : ils ne constituent plus sur le bord externe de l'ischiopodite étalé en lacinie qu'un petit tubercule mono- ou bi-articulé et qui est loin d'atteindre à l'extrémité distale de l'article sur lequel il s'insère. Trois genres seulement présentent cette modification.

Le premier est le *Trischizostoma Raschii* Boeck, cette curieuse forme pour laquelle Boeck avait créé une famille spéciale (*Prostomatæ*) et qui, selon Bovallius (2) qui l'a soigneusement étudié, devrait constituer avec les genres *Synopia* Dana et *Hyperiopsis* G. O. Sars, la tribu des *Amphipoda Synopidea*, à laquelle il donne la valeur taxonomique des grandes divisions des Amphipodes, les Gammarides, les Hypérides et les Caprellides. Les différences invoquées par Bovallius, pour justifier cette division, ne me semblent pas suffisantes pour séparer les *Synopidea* des *Gammaridea*. Au lieu des « *oculi mediocres, sessiles* » des derniers, les premiers ont les yeux « *grandes, maximam partem capitis occupantes, sessiles* » ; la grandeur des organes oculaires et leur structure sont trop sujettes à des variations considérables dans une même famille et dans un même genre, suivant les conditions étologiques, pour pouvoir servir de caractère distinctif important. Dans les deux tribus, les maxillipèdes portent également un palpe de quatre

(1) Voir Holm, Expédition de la *Dijmphna*, Faune de la mer de Kara, p. 495.

(2) Bovallius, Amphypoda synopidea, *Nov. acta Reg. Soc. sc. Upsala*, sér. III, 1886, p. 24, Pl. III.

articles (1), mais sont d'après Bovallius, « *non coaliti* » chez les Gammarides et « *plus minusve coaliti* » chez les Synopides : en réalité les coxopodites sont toujours coalescents et forment une base commune à la paire de maxillipèdes, et les lamelles formées par les deux articles suivants sont plus ou moins soudées sur la ligne médiane ; mais elles sont aussi coalescentes, à coup sûr, dans les deux genres de *Synopidea*, *Trischizostoma* (2) et *Synopia* (3) que dans bien des *Gammarides*, *Laphystius*, *Colomastix*, par exemple. Récemment G. O. Sars a montré (4) qu'en réalité le genre *Trischizostoma* devait rentrer dans la famille des Lysianassides dont il présente les principaux caractères : le développement considérable, chez l'adulte, des plaques coxales des deuxième, troisième et quatrième pereiopodes, l'allongement caractéristique du quatrième article de l'antennule, la présence du flagellum accessoire de cet appendice, la présence du palpe mandibulaire et du palpe maxillaire. la réduction caractéristique du dactylopodite du deuxième pereiopode et l'exopodite bi-articulé du sixième pléopode. Quant à la modification si spéciale du premier pereiopode (5) et à la transformation des mandibules et maxilles en appendices aigus et perforants, les habitudes éthologiques de cet Amphipode parasite les expliquent suffisamment (6).

Dans le genre *Acidostoma* Lilljeborg, le carpopodite de la première maxille n'existe plus, et le méropodite n'est plus qu'un simple tubercule : de plus l'extrémité non chéliforme du premier péreiopode peut servir à le distinguer aisément du genre précédent avec lequel

(1) Le maxillipède n'a pas toujours un palpe de quatre articles ; il peut, par exemple, n'en avoir que trois (*Normanion*, *Perrierella*) ou deux (*Laphystius*).

(2) Voir Sars, *loc. cit.*, Pl xii, *mp*.

(3) Voir Stebbing, Amphipodes du *Challenger*, Pl. lii, *mxp*.

(4) G.-O. Sars, Crustacea of Norway, Vol. I, *Amphipoda*, p. 29, Pl. xii.

(5) Bovallius (*loc. cit.*) a montré que cette déformation n'existait pas chez l'animal jeune et que la torsion, qui transformait l'extrémité du péreiopode en pince si anormale, n'avait lieu que chez l'adulte (Pl. ii, fig. 61, 64).

(6) Quant aux deux autres genres qui constituaient pour Bovallius la tribu des *Synopidea*, l'un, *Synopia*, doit être considéré comme type des Synopidæ, famille voisine des Syrrhoïdæ, avec laquelle même elle doit probablement se confondre ; l'autre, *Hyperiopsis*, ne nous est pas connu suffisamment pour que sa place dans la classification puisse être précisée avec certitude. Il nous manque pour cela la connaissance du maxillipède qui, s'il est rudimentaire, en ferait une Hypéride, ce qui est probable d'après le reste de la description donnée par G.-O. Sars.

il présente de très réelles affinités dues à la convergence que détermine la vie parasite. La même réduction de l'extrémité distale de la première maxille s'observe aussi chez *Aconstiostoma* STEBBING, mais il se différencie des genres précédents par la réduction ou la disparition totale de l'endopodite et de l'exopodite du dernier pléopode (troisième uropode). Enfin, la première maxille peut devenir encore plus rudimentaire dans le genre *Amaryllis* HASWELL : ici le palpe disparaît complètement et l'appendice ne compte plus que trois articles.

Les divers états de réduction de la première maxille nous ayant servi à caractériser avec précision les quatre genres précédents, le *maxillipède* et ses modifications peuvent également nous conduire à établir les diagnoses différentielles d'un certain nombre d'autres types. Dans la majorité des formes qu'il nous reste à examiner, cet appendice se présente comme formé des sept articles ordinaires, le dactylopodite formant à l'extrémité distale une griffe bien développée, les basipodite et ischiopodite élargis latéralement en lames qui viennent se joindre une à une sur la ligne médiane ventrale. Cependant ce dernier caractère fait défaut dans deux genres : chez *Sophrosyne* STEBBING et *Kerguelenia* STEBBING, ces lames sont très réduites et ne forment plus qu'une très faible expansion latérale à peine aussi large que l'article lui-même et n'en dépassent pas l'extrémité distale ; ces deux genres se distinguent à première vue l'un de l'autre en ce que chez le premier, le telson est fendu, tandis qu'il ne l'est pas dans le second. Dans trois autres genres, le dactylopodite, au lieu de présenter la forme d'un ongle allongé et recourbé, est fortement réduit et constitué par un petit tubercule qui n'égale pas la cinquième partie de la longueur totale du propodite. Le premier de ces genres, *Nannonyx* G. O. SARS, se distingue des deux suivants par son telson qui ne présente aucune espèce d'échancrure, alors qu'il est profondément fendu dans *Centromedon* G. O. SARS et *Ambasia* BOECK (1). Ce dernier présente, à l'angle latéral et

(1) L'importance du caractère que nous invoquons ici pour différencier le genre *Ambasia* a été signalée déjà par G.-O. SARS (*loc. cit.*, p. 46), qui fait remarquer que la forme décrite par STEBBING sous le nom d'*Ambasia integricauda*, en raison même de ce terme spécifique, doit appartenir à un autre genre.

inférieur du troisième segment pléal, un tout petit denticule, alors que, chez le premier, se trouve, à la même place, une forte dent recourbée en arrière.

Le maxillipède peut encore servir à caractériser nettement deux formes de Lysianassides chez lesquelles le dernier article de cet appendice manque totalement : la première de ces deux formes avait été désignée par SPENCE BATE et WESTWOOD sous le nom d'*Opis quadrimana* et avait servi à BOECK de type pour son genre *Normania*. Mais le Rev. NORMAN, à qui le genre avait été dédié, a démontré récemment (1) que ce terme ne pouvait subsister, car déjà BRADY, en 1865, l'avait appliqué à un genre d'Ostracode que SARS avait antérieurement décrit sous le nom de *Loxoconcha*, et BOWERBANK, en 1868, avait désigné sous ce même nom une Éponge que SOLLAS a appelée depuis *Pœcillastra*. En définitive, ce nom de *Normania* doit être réservé, d'après les règles de la nomenclature zoologique, comme l'ont fait observer d'ailleurs SCHULZE, LENDENFELD et NORMAN, au genre de Spongiaire décrit par BOWERBANK, et l'Amphipode qui nous occupe doit changer de nom. Pour ne pas augmenter la confusion et en même temps pour ne pas enlever à la nomenclature taxonomique des Amphipodes le nom d'un des zoologistes qui ont le plus contribué à nous faire connaître ce groupe, je proposerai de changer légèrement la terminaison du terme générique de BOECK et de transformer *Normania* en *Normanion* (2).

La seconde forme de Lysianasside, présentant également le caractère de n'avoir que six articles au maxillipède, a été désignée en 1855 par BATE sous le nom de *Lysianassa Audouiniana*. Je donnerai plus loin (3), en décrivant cet Amphipode et en discutant sa synonymie, les raisons pour lesquelles je crois devoir le faire rentrer dans le genre *Perrierella* que viennent de créer CHEVREUX et BOUVIER. Dans celui-ci l'extrémité du premier pereiopode ne forme pas de gnathopode chéliforme, tandis que dans le genre *Normanion*, le propodite de cet appendice est largement dilaté et oppose

(1) The genera *Cyclostoma* and *Pomatias*, and on a misapplied rule of zoological Nomenclature (*Ann. and Mag. of Nat. History*, 1891, vol. 7, 6e sér., p. 449.

(2) Le nom de *Normanella* est déjà employé, chez les Crustacés, par BRADY, pour un genre d'Ostracode.

(3) Voir page 179.

un bord droit et tranchant au bord correspondant d'un dactylopodite très développé.

Parmi les Lysianassides qui présentent la première maxille et le maxillipède normalement développés, un certain nombre peut être distingué d'après la structure de l'extrémité distale du *premier péreiopode*. Chez tous, le dactylopodite est bien développé, sauf dans le genre *Callisoma* Costa où cet article affecte la forme réduite qu'il présente dans la plupart des cas à l'appendice suivant.

Le premier périeopode peut présenter une extrémité ou *subchéliforme*, c'est-à-dire que l'extrémité distale du propodite (*palma*) est élargie de façon à s'opposer dans toute sa longueur au dactylopodite quand celui-ci se replie sur le propodite ; ou *chéliforme*, c'est-à-dire que l'extrémité distale du propodite s'allonge de façon à ce que son angle inférieur et postérieur seul rejoigne l'extrémité du dactylopodite ; ou *non chéliforme*, c'est-à-dire que l'extrémité distale du propodite n'est pas sensiblement plus longue que la base du dactylopodite.

Dans le premier cas (extrémité subchéliforme), qui est celui de la majorité des Lysianassides, l'ischiopodite et le méropodite de l'appendice sont à peu près égaux en longueur ; dans le seul genre *Hoplonyx* G. O. Sars, l'ischiopodite est notablement plus long que le méropodite et donne ainsi au premier péreiopode l'apparence grêle et allongée qu'offre généralement l'appendice suivant.

Trois genres seulement, dans ceux qui nous restent à examiner, ont une extrémité nettement chéliforme. Dans le genre *Opisa* Boeck, la forme de la pince est très caractéristique : l'angle postérieur et supérieur du propodite se relève pour former un denticule aigu dont le dactylopodite, en se refermant, ne touche que l'extrémité, de façon à ce que les bords opposés de la pince ne peuvent se toucher en aucun cas. Dans les genres *Euonyx* Norman et *Podoprion* Chevreux (1), le propodite n'est pas aussi largement dilaté, d'où il

(1) Chevreux, Voyage de la goëlette *Melita* aux Canaries et au Sénégal ; description de *Podoprion Bolivari*, Amphipode nouveau de la famille des Lysianassides. *Mémoires de la Soc. Zool. Franç.*, T. IV, p. 5, Pl. I, 1891.

résulte que les branches de la pince ne sont pas écartées à leur base. Le genre *Podoprion* se distingue du second par les dents que présente le bord postérieur du basipodite du cinquième péreiopode.

Parmi les genres dont le premier péreiopode présente une extrémité non chéliforme, *Lysianax* (*Lysianassa* Auct.) a seul un telson entier, sans aucune fente. Les autres dont le telson est fendu, peuvent se différencier selon que l'angle postérieur du troisième somite pléal se prolonge ou ne se prolonge pas pour former une dent recourbée. Dans le premier cas, on a affaire aux genres *Ichnopus* Costa et *Menigrates* Boeck, le premier se distinguant du second par la longueur inusitée du flagellum de l'antennule, qui compte beaucoup plus des huit à dix articles formant le flagellum de *Menigrates*. Dans les trois genres qui ont l'angle du troisième somite pléal arrondi ou anguleux, *Cyclocaris* Stebbing est le seul qui ait le quatrième article de l'antennule beaucoup plus long que les deux précédents et garni à sa face inférieure de longs poils sensoriels. Cet article, au contraire, est court dans les genres *Socarnes* (1) Boeck et *Socarnoïdes* Stebbing ; le maxillipède de ce dernier, au lieu d'avoir la lame de l'ischiopodite régulièrement arrondie et courte, a une lame pointue aussi longue que le reste de l'appendice.

La plupart des autres genres de Lysianassides peuvent se diviser selon que le *telson* présente ou ne présente pas d'échancrure. Dans le premier cas, six d'entre eux sont remarquables par la forte dent qui arme l'angle postérieur du troisième somite pléal. Parmi ceux-ci, les genres *Chironesimus* G. O. Sars et *Platamon* Stebbing possèdent seuls un deuxième péreiopode avec extrémité distale spéciale, formée par un propodite large et dilaté et par un dactylopodite bien développé, mais dans le premier de ces deux genres l'exopodite du sixième pléopode est bi-articulé, tandis qu'il ne l'est pas dans le second. Les autres ont cet appendice se rapportant à la forme typique si commune chez les Lysianassides. Le genre *Trypho-*

(1) Une espèce du genre *Socarnes*, *S. bidenticulatus* Bate, présente bien une dent sur le bord postérieur du troisième somite pléal, mais l'*angle* inféro-postérieur n'est pas prolongé en une dent distincte, comme dans les genres précédents, et la dent qui caractérise cette espèce est située au-dessus entre cet angle et la ligne médiane dorsale.

sites G. O. Sars se distingue des genres suivants par l'apparence tout à fait spéciale de son épistome qui se prolonge en avant de la lèvre supérieure et forme une pointe aiguë. Le genre *Onesimus* Boeck se différencie des autres genres caractérisés par la dent du troisième somite pléal, par la brièveté de l'échancrure du telson, qui n'arrive pas au tiers de la longueur de ce somite. Les deux genres suivants, qui ont l'échancrure du telson prolongée jusqu'au delà de la moitié de la longueur totale, se distinguent par le flagellum secondaire de l'antennule : dans le premier, *Hippomedon* Boeck, ce flagellum est court et composé de trois ou quatre articles dont le premier est plus grand que l'ensemble des autres ; dans l'autre, *Anonyx* Kröyes, il se compose de plus de quatre articles dont le premier est plus petit que l'ensemble du reste.

Trois genres sont caractérisés par un telson entier, sans trace de fente : le premier, *Onesimoïdes* Stebbing, se distingue des autres par l'extrême petitesse de l'endopodite du sixième pléopode, tandis que celui-ci est parfaitement développé dans *Alibrotus* (Milne-Edwards) G. O. Sars. Le dernier genre, *Lysianella* G. O. Sars, diffère complètement des autres Lysianassides par la forme lamelleuse inaccoutumée du quatrième article de l'antenne.

Les grandeurs relatives du premier article du flagellum secondaire de l'*antennule* et du quatrième article de cet appendice peuvent être utilisées pour la distinction des dix dernières espèces de Lysianassides. Chez quatre de celles-ci, le premier article du flagellum secondaire est manifestement plus petit que la moitié de ce quatrième article près duquel il est accolé. Dans les espèces qui pour G. O. Sars constituent le genre *Tryphosa* Boeck, et qui pour moi forment le genre nouveau *Tryphosella* (1), l'épistome est plus

(1) L'espèce choisie par Boeck comme type de son nouveau genre *Tryphosa* est l'*Anonyx nanus* Kröyer. Or, cette espèce ne correspond nullement à celle que Sars a appelée *Tryphosa nana* Kröyer qui est en réalité une espèce nouvelle. A mon avis, l'espèce de Kröyer et de Boeck a été décrite par Sars, d'abord sous le nom de *Tryphosa ciliata*, dont il a fait depuis *Orchomenella ciliata*. La comparaison de la fig. 2 *b* de la Planche xvii du « Voyage en Scandinavie » et de la fig. 2 a^1 de la Planche xxv de « l'Account of the Crustacea of Norway » ne peut laisser aucun doute à cet égard. C'est également l'avis du Dr Hansen (communication verbale de mars 1891). Le nom nouveau d'*Orchomenella* doit donc disparaître devant le nom antérieur de *Typhosa*, employé par

proéminent que la lèvre supérieure, tandis que c'est le contraire chez *Pseudotryphosa* G. O. Sars. Le genre *Lepidecrepeum* Spence Bate se distingue des précédents, entre autres caractères, par la présence d'une carêne sur la ligne médiane dorsale, tandis que les autres Lysianassides ont le dos parfaitement arrondi.

Quant au genre *Cyphocaris* Lutken et Boeck, les profondes dentelures qui bordent le basipodite des trois dernières paires de péreiopodes servent à le faire reconnaître au premier abord.

Dans les derniers genres, caractérisés par la grandeur du premier article du flagellum accessoire qui atteint ou dépasse la moitié de celle du quatrième article de l'antennule, le basipodite de la première maxille est garni, comme c'est l'ordinaire chez la plupart des représentants de la famille, par une ou deux soies plumeuses, et alors cet article est allongé et terminé en pointe ; ou bien il est trapu et présente sur son bord interne une série d'un plus grand nombre de ces soies. Dans le premier cas, si le propodite de premier péreiopode est largement développé à sa partie distale, on a le genre *Cheirimedon* Stebbing. Si cet appendice n'a qu'une extrémité distale étroite et si l'épistome dépasse la lèvre supérieure, c'est le genre *Orchomene* Boeck (1); si l'épistome ne dépasse pas cette lèvre,

Boeck. Mais Sars a parfaitement vu que les diverses espèces réunies par Boeck sous ce terme générique n'appartiennent pas au même genre et, puisque l'ensemble appelé par Sars *Orchomenella* correspond en réalité au genre *Tryphosa*, celui que Sars désigne sous ce nom doit être appelé d'un nom nouveau, *Tryphosella*, par exemple.

Ce nouveau genre aurait la diagnose suivante : Amphipodes de la famille des Lysianassides avec une première maxille à carpopodite développé : maxillipède avec dactylopodite développé, ainsi que les lames du basipodite et de l'ischiopodite, premier péreiopode avec extrémité subchéliforme, et l'ischiopodite égal au méropodite ; telson fendu ; bord du troisième somite pléal arrondi ou anguleux ; antennule avec le premier article du flagellum accessoire plus petit que la moitié du quatrième article ; bord du basipodite du cinquième péreiopode non dentelé ; dos arrondi et épistome dépassant la lèvre supérieure.

Ce genre comprend les espèces suivantes :

Tryphosella Sarsi nov. sp. (= *Tryphosa nana* Sars, nec *Anonyx nanus* Kröyer).
Tryphosella compressa Sars (= *Tryphosa compressa* Sars).
Tryphosella Hörringii Boeck (= *Tryphosa Hörringii* Boeck).
Tryphosella angulata Sars (= *Tryphosa angulata* Sars).
Tryphosella nanoïdes Lilljeborg (= *Anonyx nanoïdes* Lilljeborg).
Tryphosella antennipotens Stebbing (= *Tryphosa antennipotens* Stebbing)
Tryphosella barbatipes Stebbing (= *Tryphosa barbatipes* Stebbing).

(1) Dans le genre *Orchemene* ainsi caractérisé, on devra faire rentrer *Anonyx Groën-*

et si le telson est terminé par une pointe obtuse, c'est le genre *Tryphosa* Boeck (1); si au contraire le telson est séparé par une fente étroite qui ne l'empêche pas de former une pointe aiguë, c'est le genre *Orchomenopsis* G. O. Sars.

Quand le basipodite de la première maxille est au contraire trapu et garni d'une série de 5 à 10 soies plumeuses, si le telson est séparé par une fente large, qui écarte les deux parties de façon à ce que l'extrémité du corps soit obtuse, on a le genre *Aristias* Boeck ; mais si ce même telson, avec une fente étroite qui ne sépare pas les deux moitiés, forme une pointe aiguë, c'est le genre *Euryporeia* G. O. Sars (2).

C'est probablement près de ces deux derniers genres que devra prendre place le genre *Hirondellea* Chevreux : la première maxille à 5 articles, le maxillipède normal, le premier péreiopode à extrémité subchéliforme, le telson fendu, l'angle postérieur du troisième somite pléal anguleux, et le premier article du flagellum accessoire aussi grand que le quatrième de l'antennule, sont autant de caractères qui justifient ce rapprochement. Malheureusement, la première maxille n'a pas été figurée et n'est décrite que sommairement (3). Mais la présence de trois yeux, le premier placé à la partie dorsale et médiane du céphalon, les deux autres sur les bords latéraux, suffit pour faire reconnaître ce genre intéressant.

landicus Hansen (Malac. mar. Groenlandiæ, p. 72, Pl. II, fig. 5), que G.-O. Sars a rangé dans son genre *Orchomenella*, quoiqu'il ait écrit dans la diagnose de ce dernier genre (*loc. cit.*, p. 66) « Epistome less projectireg than in that genus (*Orchomene*) ». — Voir la fig. 1 *epst* de la planche 6.

(1) Le genre *Tryphosa*, tel qu'il est entendu ici, correspond au genre *Orchomenella* G.-O. Sars (voir plus haut, note 1, page 170, et plus loin, page 194). Il ne contient que deux espèces : *T. nana* Kröyer (nec Sars) et *Tryphosa pinguis* Boeck.

(2) G.-O. Sars a ainsi modifié le nom d'*Eurytenes* donné par Lilljeborg à l'espèce désignée par Mandt sous le nom de *Gammarus gryllus* et par H. Milne-Edwards sous celui de *Lysianassa magellanica*. Le nom de *Eurytenes* ayant été employé antérieurement par Förster pour un insecte, Smith proposa de changer légèrement le terme générique en *Eurythenes*, Chevreux (*Bull. Soc. Zool.*, 1889, p. 298) qui établit cette synonymie, ajoute : « J'admettrai provisoirement, dans cette note, le nom ainsi orthographié, tout en faisant les plus expresses réserves sur le procédé employé par Smith ». Il est évident qu'un aussi faible changement n'empêcherait aucune confusion, et que Sars a eu grandement raison de préférer le terme nouveau d'*Euryporeia*.

(3) *Lamina interiore* (= basipodite) *lata, quadrangulari, oblique truncata.*

Les divers caractères invoqués ci-dessus pour établir les diagnoses différentielles des divers genres de Lysianassides peuvent se résumer dans les cinq tableaux qui suivent :

I.

Première maxille	5-articulée ; carpopodite	développé			II.
		rudimentaire ; 6e pléopode	biramé ; premier péreiopode	chéliforme	*Trischiszostoma.*
				non chéliforme	*Acidostoma.*
			avec une ou pas de rames		*Acontiostoma.*
	3-articulée				*Amaryllis.*

II.

Maxillipède	7-articulé ; dactylopodite	développé ; lames du basipodite et de l'ischiopodite	développées		III.
			réduites ; telson	fendu	*Sophrosyne.*
				entier	*Kerguelenia.*
		rudimentaire ; telson	entier		*Nannonyx.*
			fendu ; angle du 3e somite du pléon prolongé en une dent	forte	*Centromedon*
				petite	*Ambasia.*
	6-articulé ; premier péreiopode	subchéliforme			*Normanion.*
		non chéliforme			*Perrierella.*

III.

Premier Péreiopode.	Dactylopodite développé formant avec le propodite une extrémité	subchéliforme ; ischiopodite	égal au méropodite		IV.
			plus grand que le méropodite		*Hoplonyx.*
		chéliforme ; bord distal du propodite formant une dent dont la base	est rapprochée du dactylopodite ; basipodite du 5e péreiopode	dentelé	*Podoprion.*
				non dentelé	*Enonyx.*
			est écartée du dactylopodite		*Opisa.*
		non chéliforme ; telson	entier		*Lysianax.*
			fendu ; angle du 3e somite pléal	avec une dent ; antennule	courte	*Menigrates.*
					longue	*Ichnopus.*
				sans dent ; 4e article de l'antennule	long	*Cyclocaris.*
					court ; lame de l'ischiopodite du maxillipède	arrondie	*Socarnes.*
						pointue	*Socarnoïdes*
	dactylopodite rudimentaire						*Callisoma.*

IV.

Telson	arrondi ou anguleux				V.
	fendu ; bord du 3e somite pléal	avec une fortedent; 2e péreiopode avec le propodite	dilaté ; exopodite du 6e pléopode	1-articulé	*Platamon.*
				2-articulé	*Chironesimus.*
			étroit ; épistome	prolongé en dent aiguë	*Tryphosites.*
				arrondi ; fente du telson	profonde ; flagellum accessoire de l'antennule	court (3 articles)	*Hippomedon.*
						long (plus de 3 articles)	*Anonyx.*
					courte	*Onesimus.*
	entier ; 4e article de l'antennule	étroit ; endopodite du 6e pléopode	rudimentaire	*Onesimoïdes.*
				développé	*Alibrotus.*
		élargi			*Lysianella.*

V.

Antennule avec le premier article du flagellum accessoire	plus petit que la moitié du 4e article de l'antennule ; bords du basipodite du 5e péreiopode	non dentelé ; dos	arrondi ; épistome	ne dépassant pas la lèvre supérieure	*Pseudotryphosa.*
				dépassant la lèvre supérieure	*Tryphosella.*
			caréné	*Lepidecrepeum.*
		profondément dentelé	*Cyphocaris.*
	égal ou plus grand que la moitié du 4e article de l'antennule ; basipodite de la 1re maxille	avec 2 soies au plus; propodite du 1er péreiopode	dilaté	*Cheirimedon.*
			étroit ; épistome	dépassant la lèvre supérieure	*Orchomene.*
				ne dépassant pas la lèvre ; telson	obtus	*Tryphosa.*
					aigu	*Orchomenopsis.*
		avec plus de 2 soies, telson	obtus avec une fente large	*Aristias.*
			aigu avec une fente étroite	*Euryporeia.*

Dans les tableaux qui précèdent, nous n'avons pu faire entrer que 41 des genres connus de Lysianassides ; les autres ont été insuffisamment décrits par les auteurs pour que l'on puisse les y faire entrer avec certitude. Pour qu'un Amphipode de cette famille puisse être distingué génériquement, il faut donc que les parties suivantes soient soigneusement décrites : antennule ; épistome ; première maxille ;

maxillipède ; 1re, 2e et 5e péreiopodes ; troisième somite pléal : 6e pléopode et telson. Une fois ces caractères connus, il sera facile d'établir une diagnose générique différentielle qui sera nette et brève. C'est ce que nous allons essayer pour les trois types suivants : *Perrierella Audouiniana* Spence Bate, *Socarnes erythrophthalmus* Robertson et *Tryphosa nana* Kröyer.

IV.

PERRIERELLA AUDOUINIANA SPENCE BATE.

Cet Amphipode est un petit animal (Pl. v, fig. 1) qui mesure, à l'état adulte, 2 à 4 millimètres au plus : le corps est translucide, globuleux, revêtu de chitine épaisse ; son aspect général rappelle celui de *Tritæta gibbosa* Sp.-Bate, qui vit dans les mêmes conditions éthologiques. Sa couleur est d'un blanc légèrement rosé.

Le *segment céphalique* (fig. 3) se prolonge entre les insertions des antennules en formant un petit rostre très court ; son bord latéral est légèrement ondulé et se termine par un angle obtus s'avançant entre les points d'attache de l'antennule et de l'antenne. L'œil est ovalaire, plus large en bas qu'en haut, composé d'une cinquantaine de cristallins : le pigment dans l'alcool est brun foncé ; selon Chevreux et Bouvier il serait blanc sur le vivant : il est probable que cette couleur n'est que le résultat de l'éclat des cristallins.

L'*antennule* est courte et trapue : le premier article est massif et puissant, les deux articles qui le suivent sont beaucoup plus courts et n'atteignent pas, pris ensemble, la longueur du premier. Sur le troisième article s'articule, à la partie interne, le flagellum accessoire, formé de deux articles dont le dernier est le quart du premier, et qui, pris ensemble, n'atteignent pas la longueur du premier article du flagellum. Cet article, élargi à la base et aminci sur la partie distale, est garni à la face interne de cinq rangées de longs poils sensoriels. Le reste du flagellum est formé de trois articles à peu près de même taille.

L'*antenne* est de même taille que l'antennule : des cinq articles du pédoncule, les trois premiers sont courts, tandis que les deux

derniers sont allongés et plus grêles ; le flagellum compte quatre articles courts avec quelques petites soies. La glande antennale débouche à l'extrémité du second article par une pointe aiguë.

La *lèvre supérieure* forme une crête mousse entre les bases des antennes et circonscrit, par un sillon profond, un *épistome* (*ep*) qui suit la courbure générale de la lèvre.

La *mandibule* (fig. 4) est beaucoup plus simple que chez la plupart des Lysianassides : le coxopodite forme à sa partie distale une lame tranchante à peine découpée par une petite échancrure ; il n'y a pas de *processus accessorius,* mais seulement, à la face interne, une ligne de soies raides allant rejoindre le tubercule molaire qui forme une forte saillie allongée. Le palpe mandibulaire est tri-articulé : le premier article est très court, le deuxième est le plus long et le dernier plus court que le précédent; il a sa face interne couverte de poils courts, minces et serrés.

La *lèvre inférieure* est petite et formée de deux lames symétriques dont l'extrémité supérieure est couverte de poils fins. Les lames latérales sont allongées et arrondies antérieurement.

La *première maxille* (fig. 5, mx^1,) se compose de cinq articles : le premier est presque confondu avec la base d'insertion et n'est visible qu'à la partie externe ; c'est le coxopodite (*c*) ; le basipodite (*b*) [*lacinia fallax* de Boas] a la forme d'une lame aplatie garnie sur son bord interne de trois fortes soies plumeuses et coniques, l'ischiopodite (*i*) [lacinie interne des auteurs] porte sur ce même bord une série de dents latérales dont les supérieures présentent en outre un petit denticule accessoire ; sur l'angle supérieur et externe de cet article est articulé le méropodite, court et trapu, qui constitue, avec le carpopodite allongé et garni à son extrémité libre de huit petites épines, ce que les auteurs appellent généralement le palpe de la première maxille.

La *deuxième maxille* (mx^2 *d*) se compose, comme chez tous les Amphipodes, de trois articles, le basipodite (*b*) et l'ischiopodite (*i*) garnis sur leur bord interne d'épines entremêlées de quelques poils fins formant les lacinies ou lames interne et externe.

La fig. 5 de la Pl. v représente les deux maxilles en place ; la première maxille gauche est figurée à droite, car l'ensemble de la figure est vu par la face externe ; la deuxième maxille droite (mx^2 *d*) est figurée à gauche, et à sa droite est le cadre d'insertion

de la deuxième maxille gauche ($mx^2 g$). En avant commence à se montrer l'insertion de la base commune de la paire de maxillipèdes (mxp).

Le *maxillipède* (fig. 6) est l'un des appendices les plus caractéristiques de notre Amphipode : les deux coxopodites sont, comme de coutume, soudés l'un à l'autre pour former une base commune à la paire d'appendices. Les basipodites, joints également sur la ligne médiane, mais sans soudure intime, émettent chacun à la partie interne une petite lame minuscule, garnie de trois soies, rappelant la lame si développée chez d'autres Amphipodes.

L'ischiopodite forme une large lame bordée de six épines sur son bord interne et terminée à sa partie distale par un angle qui atteint la longueur du reste de l'appendice ; le meropodite et le carpopodite sont courts et trapus : le propodite termine l'appendice et présente à sa partie distale quelques soies irrégulièrement plantées. *Il n'y a pas trace de dactylopodite* (1).

Grâce à la forme aplatie des premiers articles qui se rejoignent sur la ligne médiane et par la réduction des palpes qui se trouvent rejetés sur le bord des ischiopodites qu'ils ne dépassent pas, la paire de maxillipèdes forme une sorte d'opercule convexe recouvrant hermétiquement les autres appendices buccaux.

Le *premier péréiopode* (fig. 7) est presque entièrement dissimulé sous la plaque coxale de l'appendice suivant : le coxopodite est réduit et de forme carrée ; l'ischiopodite est allongé ; les trois autres articles suivants sont courts et garnis de bouquets de poils raides ; le propodite est allongé et porte sur son bord postérieur finement crénelé quelques petites dents disposées par paires ; le dactylopodite a la forme d'un ongle qui peut se recourber sur le bord correspondant du propodite.

Le *deuxième péréiopode* (fig. 8) présente la forme habituelle de cet appendice chez les Lysianassides : il est grêle et allongé. La plaque coxale est très développée et présente sur son bord antérieur quelques petites échancrures où sont insérés des poils rigides ; le

(1) Chevreux et Bouvier signalent « un très petit tubercule arrondi » à la partie supérieure du palpe, qui représente pour eux le quatrième article du palpe (dactylopodite). Cette extrémité du palpe, examinée à un fort grossissement, ne présente pas trace d'un tubercule, si petit qu'il soit, articulé sur le propodite : il n'y a que quatre ou cinq soies.

carpopodite et le propodite sont minces et couverts de poils fins et raides, qui dissimulent à l'extrémité distale la présence d'un dactylopodite unguiforme et bidenté à son extrémité. Près de l'insertion de ce dernier article sont implantés quatre ou cinq longs poils bifurqués à leur extrémité.

Les autres appendices thoraciques (fig. 1) sont solides et trapus : les plaques coxales des troisième et quatrième sont largement développées ; celles des trois suivants sont plus réduites. Les basipodites de ces trois derniers sont légèrement découpés en petits denticules sur leur bord antérieur ; enfin, un caractère qui donne un aspect très caractéristique à ces pattes thoraciques, est l'élargissement de la partie distale des propodites, d'où il résulte que le dactylopodite recourbé semble inséré à l'angle antérieur, tandis que l'angle postérieur se prolonge en une sorte de denticule opposé au dactylopodite.

Les lames incubatrices sont réduites et ne portent qu'un très petit nombre de soies.

Des trois premiers segments du *pléon* les deux premiers ont les angles postérieurs des *pleura* terminés par une dent aiguë, tandis que dans le troisième (fig. 9) cet angle est légèrement émoussé. Ces trois somites portent chacun une paire de pléopodes courts : l'exopodite compte environ sept articles et l'endopodite seulement cinq ou six. Sur l'angle inférieur et interne du basipodite sont insérés les deux appendices chitineux et barbelés jouant le rôle de rétinacle ; enfin sur le bord interne du premier article de l'endopodite se trouve *une seule* longue soie plumeuse à extrémité bifurquée.

Les trois derniers pléopodes (fig. 9 et 10) sont très courts ; le quatrième est le plus long ; les deux rames de chacun de ces appendices sont lancéolées et finement dentelées sur leurs bords ; l'exopodite du dernier pléopode (*pl* 6) est nettement biarticulé.

Le *telson* (fig. 10) est entier et a son bord postérieur légèrement concave.

Il n'y a pas de dimorphisme sexuel ; les exemplaires mâles sont seulement un peu plus petits que les femelles. Chez ces dernières, quand les produits sexuels sont mûrs, l'ovaire présente une teinte

vert-pâle tout à fait comparable à celle de l'*Halichondria panicea*, l'éponge dans laquelle l'animal se creuse une logette.

Quand les œufs sont pondus, ils sont également verts, peu nombreux (cinq au plus) et énormes par rapport à la taille de la femelle. La fig. 2 de la Planche v représente un de ces œufs en grandeur proportionnelle à la fig. 1 : au premier examen on pourrait les prendre pour des parasites du genre *Sphœronella*, par exemple.

L'Amphipode que nous venons de décrire a été étudié pour la première fois par Spence Bate, qui en donne une description suffisante, d'abord dans son catalogue des Amphipodes du British Museum, puis dans « British Sessile Eyed Crustacea ». La figure d'ensemble donnée dans le premier de ces ouvrages (Pl. xi, fig. 1) est moins nette que celle donnée dans le second à la page 79 (T. 1). Les parties buccales ne sont pas figurées, sauf la mandibule et le maxillipède (Pl. xi, fig. 1 *g*) qui est très insuffisamment représenté, mais où on peut néanmoins voir que le palpe ne possède que trois articles ; l'antennule (1 *b*) est bien figurée et décrite. Les gnathopodes (1 *h*, 1 *i*) sont très reconnaissables, et l'on voit même sur le second les quelques poils plus longs qui sont fixés à l'extrémité de la partie distale.

Quoique cette description fût très suffisante, Boeck, dans son grand travail sur les Amphipodes scandinaves, identifia cette espèce avec *Anonyx tumidus* de Kröyer pour lequel il créa le genre *Aristias*. La description et les figures qu'il donne de cet Amphipode, et celles plus récemment données par G. O. Sars, montrent suffisamment combien cette identification est erronée. Heller crut pouvoir faire rentrer dans la synonymie de l'espèce de Spence Bate la *Lysianassa ciliatus* de Grube trouvée dans l'Adriatique. Mais, comme l'a fait remarquer Stebbing, la fente que cette dernière espèce présente au telson suffit pour les différencier. Catta, puis Marion retrouvèrent cette espèce à Marseille ; Chevreux et moi-même nous la signalâmes en même temps sur les côtes de Bretagne et de la Manche, sous le nom d'*Aristias tumidus*, en adoptant la fausse interprétation de Boeck. En 1889, A. O. Walker signale à Liverpool ce même Amphipode qu'il appelle *Lysianax Audouinianus* et en figure les deux premiers péréiopodes (Pl. x, fig. 9 et 10). Il

rectifie, avec HANSEN, l'erreur des auteurs à propos d'*Aristias tumidus* KRÖYER et déclare que la *Lysianassa Audouiniana* de BATE doit constituer un genre nouveau, distinct d'*Aristias*. MEINERT, en 1890, retrouve notre Amphipode au Danemark, en donne une description très nette et quelques figures très exactes, et, en tenant compte des observations de HANSEN, il le nomme *Aristias audouinianus*.

Enfin, G. O. SARS, dans son récent travail sur les Crustacés de Norvège, montre que l'*Aristias tumidus* de KRÖYER était bien distinct de l'animal désigné sous ce nom par BOECK, mais il n'admet pas (p. 49) l'idée de HANSEN que cette espèce ne fût pas celle de BATE et il la désigna sous le nom de *Aristias audouinianus*. La description et les figures précises qu'il donne de l'Amphipode qu'il eut sous les yeux, montre qu'HANSEN avait parfaitement raison, que l'espèce de BOECK et de SARS doit être non seulement distinguée de celle de KRÖYER et s'appeler *A. neglectus* HANSEN, mais aussi de celle de BATE à laquelle seule doit être réservé le nom spécifique d'*Audouiniana*.

Quand j'eus étudié de près cette espèce, je me rangeai aussitôt à l'avis émis déjà par WALKER, qu'elle devait être le type d'un genre nouveau, distinct à la fois de *Lysianax* et d'*Aristias*. Pour plus de sûreté, je soumis mes dessins et mes idées au Rev. T. STEBBING qui, avec son obligeance habituelle, me répondit que j'avais bien en effet affaire à *Lysianassa Audouiniana* de BATE, et que, quoique le nombre des genres de la famille des Lysianassides fût déjà très considérable, il était nécessaire, pour ne pas augmenter la confusion, d'en créer un nouveau.

C'est ce que viennent de faire CHEVREUX et BOUVIER (1), qui ont créé pour cet Amphipode le genre *Perrierella*, le dédiant à M. ED. PERRIER, directeur du laboratoire de St-Waast-la-Hougue. Ils le considèrent également comme une espèce nouvelle qu'ils nomment *crassipes*. La diagnose, la figure d'ensemble et la description détaillée qu'ils en donnent montrent que c'est bien la même espèce

(1) CHEVREUX et BOUVIER, *Perrierella crassipes*, espèce et genre nouveaux d'Amphipodes des côtes de France, *Bull. Soc. Zool. Franç.*, T. XVII, p. 50, séance du 23 février 1892.

que nous avons étudiée. Ces zoologistes ont également reconnu la grande ressemblance qu'il y a entre leur nouvelle espèce et *Lysianassa audouiniana* de BATE, mais ils n'osent l'identifier à cause des lacunes dans les descriptions des auteurs ; ils n'admettent pas non plus l'assimilation de BOECK entre *L. Audouiniana* et *Aristias tumidus* KRÖYER et émettent l'hypothèse que l'espèce de BATE doit rentrer dans leur nouveau genre ; *Perrierella crassipes* serait distinguée spécifiquement par sa taille, plus petite de moitié, et par l'échancrure du telson. BATE, en effet, donne à son espèce 7/20 de pouce (9^{mm}) et déclare que le telson est « rounded at the apex ». Mais personne n'a revu des exemplaires de cette taille et pour le telson l'erreur est excusable dans une description qui remonte à plus de trente ans. Je me range donc à l'avis du Rev. STEBBING pour identifier l'espèce que je viens de décrire avec celle de BATE, et comme celle de CHEVREUX et BOUVIER est incontestablement la même que la première, je pense que le nom spécifique de *crassipes* doit rentrer dans la synonymie de *Perrierella Audouiniana* BATE (1).

PERRIERELLA CHEVREUX et BOUVIER.

1840. *Lysianassa* (pro parte) MILNE-EDWARDS.
1840. *Aristias* (pro parte) BOECK.
1892. *Perrierella* CHEVREUX et BOUVIER.
1892. *Pararistias* ROBERTSON.

Les tableaux que nous avons donnés plus haut, nous permettent de résumer les caractères de ce nouveau genre ainsi qu'il suit :

« Amphipode de la famille des *Lysianassidæ* dont la première

(1) Pendant la correction des épreuves de ce travail, est paru le « Second Contribution towards a Catalogue of the Amphipoda and Isopoda of the Firth of Clyde and West of Scotland » par DAVID ROBERTSON (*Trans. of the Nat. Hist. Soc. of Glascow*, Vol. III, pp. 199-223). Cet auteur, qui signale la présence de l'Amphipode que nous venons de décrire dans le golfe de la Clyde, reconnaît, comme nous, la nécessité de créer pour lui un genre nouveau qu'il appelle *Pararistias*, tout en conservant la désignation spécifique de BATE. Au moment de mettre sous presse, ROBERTSON eut connaissance, par une lettre de M. A.-O. WALKER, de la création du genre *Perrierella* par CHEVREUX « wich is probably identical with *Pararistias*.... The latter name, ajoute-t-il, must take ist chance of becoming a synonym ». La description de *Pararistias* ne laisse aucun doute à cet égard. (Juillet 1892).

» maxille a le carpopodite bien développé, le maxillipède avec six
» articles, et premier péreiopode avec extrémité distale non chéli-
» forme ».

Une seule espèce :

Perrierella Audouiniana Spence Bate.

1855. *Lysianassa Audouiniana* Spence Bate, Brit. Assoc. Rep., p. 58
1857. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Synops. Brit. Amph., Ann. and Mag.Nat. Hist., XIX, 138.
1862. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Cat. Amph. Brit. Mus., p. 69-70, Pl. xi, fig. 1.
1863. *Lysianassa Audouiniana* Bate et Westwood, Brit. Sess. Eyed Crust., T. I, p. 79.
1868. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Norman, Rep. on dredg. Shetland, Rep. Brit Assoc., p. 274.
1875. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Catta, Notes pour servir à l'hist. Amph. golf. Marseille, Rev. Scien. Nat. Montpellier, T. IV, nº 2, p.
1883. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Marion, Esquisse Topog. Zool. Marseille, Ann. Mus. Marseille, p. 84.
1887. *Aristias tumidus* Kröyer J. Bonnier, Malacost. Concarneau. Bull. scientif., T. XVIII, p. 304.
1887. *Aristias tumidus* Kröyer, Chevreux, Amph. de Bretagne, Assoc. franç., Congrès de Toulouse (p. 2 du tiré à part).
1888. *Lysianassa Audouiniana* Bate, Stebbing, Rep. on Amphip. coll. by *Challenger*, p. 292, 329, 365, 442, 545, 561.
1888. *Aristias tumidus* Kröyer, Chevreux, Amph. de France, Bull. Soc. Étud. scientif., 11ᵉ année (p 6-7 du tirage à part).
1889. *Lysianax Audouinianus* Bate, Walker, Higher Crustacea of the L. M. B. C. District, Proc. biol. Soc. L'pool, v. III, p. 203, Pl. x, fig. 9-10.
1890. *Aristias Audouiniana* Bate, Meinert, Crust. Malacost. Det. Vidensk. Ubdyt. af Kanonbaaden « Hauch » 's Togter, p. 152, T. I, fig. 1-6.
1892. *Perrierella crassipes* Chevreux et Bouvier, Bull. Soc. Zool. Franc., T. XVII, p. 50
1892. *Pararistias audouinianus* Bate, Robertson, Amph. et Isop. of Firth of Clyde, Trans. Nat. Hist. Soc. of Glascow, Vol. III, p. 201.

Nec

1861. *Lysianassa ciliata* Grube, Ausflug nach Triest und dem Quarnero, p. 135
1870. *Aristias tumidus* Kröyer, Boeck, Crust. Amph. bor. et Arct., p. 26.

1890. *Aristias Audouiniana* Bate, G.-O. Sars, Account of Crust. of Norway, Vol. I, Amphipoda, p. 48, Pl. xvii, fig. 2.

Ce petit Amphipode vit en commensal dans les éponges : on le trouve généralement nageant dans les vases où l'on a mis des fonds de draguages, Éponges, Flustres, Antennulaires, provenant de profondeurs de dix à trente mètres. Mais si on examine avec soin les Éponges, on l'apercevra engagé dans une logette d'où ne sortent seulement que les appendices, absolument comme *Tritœta gibbosa* dans les Synascidies. En 1887, je l'ai trouvé très communément sur les côtes de Bretagne « dans une éponge grise qu'on trouve fréquemment entre les branches des *Spongiles coralloïdes* ». Walker l'a signalé dans *Halichondria panicea* et c'est également dans ce spongiaire que je l'ai recueilli dans le Pas-de-Calais. On le trouve depuis 10 mètres jusqu'à 100 mètres.

Distribution géographique : *Perrierella Audouiniana* a été signalé en Angleterre, à Plymouth (Spence Bate), aux Shetland (Norman), dans la mer d'Irlande (Walker et Robertson); en Danemark (Meinert); sur les côtes de France, dans la Manche et en Bretagne (Chevreux, Bouvier, J. Bonnier) et dans la Méditerranée. à Banyuls, Marseille, St-Tropez, Villefranche et Ajaccio (Catta, Marion, Chevreux).

V.

SOCARNES ERYTHROPHTHALMUS ROBERTSON.

Je n'ai eu à ma disposition que quatre exemplaires, deux mâles et deux femelles, de cet Amphipode qui est ici décrit pour la première fois. C'est un petit animal de trois millimètres au plus, transparent, avec une teinte légèrement verdâtre sur laquelle tranche vivement la couleur de l'œil qui est d'un rouge carmin très vif Quand les œufs sont mûrs, le vitellus est d'un beau jaune d'or.

Le *segment céphalique* (Pl. vi, fig. 1) forme antérieurement un très petit rostre, et latéralement une lame pleurale qui s'avance sur

la base des antennes et se termine par un angle assez aigu d'une forme caractéristique : le bord aminci du segment forme à cet endroit (fig. 3) deux petites échancrures, l'une presque au sommet de l'angle, l'autre un peu plus haut, et dans lesquelles sont insérées deux soies raides. L'œil, constitué par une grande quantité de cristallins, forme une tache rouge, ovale, qui s'étend près du bord antérieur du céphalon.

L'*antennule* (fig. 1) a son propodite constitué par trois articles dont le premier est large, robuste et dépassant l'angle latéral antérieur du céphalon ; les deux suivants sont larges et courts, et, réunis, n'égalent pas la longueur de la moitié du premier article. Le flagellum compte de 8 à 12 articles suivant l'âge des exemplaires ; chez le mâle, les 2e, 3e et 4e portent des calcéoles et de longs poils sensoriels (fig. 2) ; ces derniers seuls se trouvent dans l'autre sexe. Le flagellum accessoire compte 4 articles.

L'*antenne* est un peu plus longue que l'antennule et compte 8 à 10 articles au flagellum ; chez le mâle (fig. 1) on trouve deux ou trois calcéoles.

Sur la face antérieure du céphalon, entre les insertions des antennules et des antennes, s'élève une haute crête médiane, qui, avant d'arriver à l'ouverture buccale, s'infléchit brusquement pour se relever ensuite et déterminer un profond sillon qui sépare sa partie proximiale de sa partie distale qui constitue l'épistome (fig. 4, *ep*). Cette apparence, si fréquente dans la famille des Lysianassides, se manifeste dans cette espèce d'une façon exagérée. Cet épistome qui a la forme d'un casque surélevé se termine antérieurement au-dessus de l'ouverture buccale par une lame mince, une sorte de visière, qui surplombe et protège l'extrémité des mandibules (*md*). Cette lame, vue de profil (comme dans la fig. 4), se projette sous la forme d'une pointe aiguë. Latéralement, l'épistome est garni d'une double apophyse, où vient s'articuler un prolongement de la partie distale de la mandibule. Dans l'épistome se trouvent de puissants faisceaux musculaires aboutissant au pourtour de l'ouverture buccale.

Le coxopodite de la *mandibule* (fig. 4, *md*) est allongé et terminé à sa partie libre par une forte dent à bord circulaire et tranchant, garnie à sa face interne de trois soies plumeuses (visibles par transparence dans la fig. 4). Au-dessous et sur cette même face se trouve

un processus molaire arrondi et couvert de poils très fins. Le palpe mandibulaire, formé de trois articles, constitue un appendice puissant garni de quelques longues soies barbelées, et dont le dernier article est tapissé à sa face interne de poils très fins.

La *lèvre inférieure* (fig. 4, *li*) est grande et formée de deux lames symétriques dont le sommet est garti de poils fins et serrés, et dont l'angle latéral et postérieur, détaché de la base commune, se prolonge en une petite lamelle libre.

La *première maxille* (fig. 5) présente l'aspect typique de cet appendice chez les Lysianassides: sur un coxopodite presque entièrement soudé au somite, s'articule un basipodite (*b*) qui se prolonge à la partie interne sous forme de lame effilée garnie, à son sommet, de deux soies plumeuses. L'ischiopodite (*i*) plus considérable et formant la moyenne partie de l'appendice, est large et garni à son extrémité de cinq tubercules dentiformes à surface crênelée. Le méropodite est réduit et sert de base au carpopodite (*c*) lamelleux, à extrémité découpée de petits denticules réguliers séparés par des sillons nettement marqués vers l'extrémité distale de l'article.

La *seconde maxille* (fig. 6) est formée, comme d'ordinaire, par le basipodite et l'ischiopodite prolongés en lames minces dont le bord distal est garni de longs poils disposés sur deux rangées parallèles.

Le *maxillipède* (fig. 7) est normalement développé ; le basipodite (*b*) se replie sur lui-même vers la ligne médiane pour former une crête rigide, à la partie interne de l'appendice ; cette crête que l'on voit par transparence dans la fig. 7, est terminée par quatre soies barbelées.

Cette partie de l'appendice affecte absolument l'apparence figurée par G. O. Sars, pour l'appendice correspondant chez *Socarnes Vahlii* Kröyer (1). L'ischiopodite forme également une large lame à bord circulaire garni de petites éminences arrondies formant une ornementation très caractéristique. Les autres articles du maxillipède sont garnis de longs poils et se terminent par un dactylopodite unguiforme bien développé.

Le *premier péreiopode* (fig. 8) possède une plaque coxale très développée, arrondie antérieurement et droite postérieurement. Le

(1) Sars, Account of the Crustacea of Norway, Amphipoda, T. 16, fig. 2 *mp*.

propodite s'effile à sa partie distale qui n'est pas plus large que la base du dactylopodite : l'extrémité n'est pas chéliforme.

Le *deuxième péréiopode* a également une plaque coxale rectangulaire et étroite, plus longue que la précédente, et protégeant le reste de l'appendice grêle et effilé ; le carpopodite est allongé et deux fois plus long que le propodite qui est court et porte sur son bord distal un petit dactylopodite, inséré au milieu de ce bord et recourbé sur la partie tranchante du propodite. Ce dernier article est tout couvert de longues soies, dont les plus longues, près du dactylopodite, ont la forme de baïonnettes.

Les deux *péréiopodes* suivants, qui portent également des plaques coxales très développées, sont très longs et terminés par des dactylopodites aigus.

Les trois dernières paires de péréiopodes ont des plaques coxales plus réduites, arrondies postérieurement. Les basipodites sont très larges et ont leur bord postérieur légèrement denticulé et garni de poils à la base de ces denticules ; ces appendices qui augmentent de longueur du cinquième au septième portent sur chacun de leurs articles, sauf sur le premier et le dernier, des poils courts, solides, dont l'extrémité est bifurquée.

Chez la femelle, les quatre paires d'oostégites sont très minces, presque filiformes et portent à leur extrémité libre deux ou trois longs filaments. La cavité incubatrice étant surtout formée par le grand développement des plaques coxales, et les œufs étant très gros et peu nombreux (au plus cinq ou six), on comprend facilement la réduction de ces oostégites.

Les trois premiers somites du pléon ont les angles postérieurs des lames pleurales presque droits, sauf le dernier dont le bord postérieur est légèrement arrondi (fig. 9). Les appendices de ces somites ne présentent rien d'anormal : les épines de l'angle inféro-interne du basipodite sont simples, et sur le premier article de l'endopodite il n'y a qu'une seule longue soie plumeuse à extrémité bifurquée.

Des trois derniers pléopodes (fig. 9 et 10), le premier est le plus long : les rames sont lancéolées et armées de quelques épines. Dans un exemplaire femelle plus grand que celui qui est figuré pl. VI, le nombre des épines sur ces appendices était un peu plus considérable ; il y en avait deux sur chacune des rames des quatrième et cinquième pléopodes. L'exopodite du dernier pléopode est biarticulé.

Le telson (fig. 10) est légèrement atténué et son extrémité distale est fendu par une échancrure qui s'étend jusqu'au milieu du somite.

L'espèce type de ce genre, *Socarnes Vahlii* (Reinhardt) Kröyer, fut décrite pour la première fois en 1835 dans l'appendice au « Récit du second voyage à la recherche du Passage du Nord-Ouest et du séjour dans les régions arctiques de 1829-1833 de sir John Ross », par Owen qui l'identifia au *Cancer nugax* de Phipps que Miers a démontré appartenir au genre *Anonyx* et constituer une espèce bien distincte. En 1838, Kroyer la décrivit (Grönlands Amfipoder, p. 233) sous le nom de *Lysianassa Vahlii*, et la fit rentrer dans le sous-genre *Anonyx*, et c'est sous ce dernier nom qu'il la décrivit dans ses « Karcinologiske Bidrag » en 1845. Deux ans plus tard, Adam White dans ses descriptions des crustacés nouveaux ou peu connus du British Museum donna la diagnose d'un genre nouveau *Ephippiphora*, et d'une espèce, *E. Kroyeri*, qui, de l'avis de plusieurs auteurs, doit appartenir au même genre, mais le nom de White ne peut être choisi pour le désigner, car il a été employé antérieurement en zoologie.

C'est aussi à ce même genre qu'appartient la *Lysianassa denticulata* décrite par Spence Bate en 1858 dans *Annals and Magazine* (3e ser., vol. 1, p. 362). En 1865, dans ses belles études sur *Lysianassa magellanica*, Liljeborg fait également rentrer dans enre l'Amphipode décrit par Kröyer en modifiant la diagnose générique. C'est Boeck, en 1870, qui créa pour cette espèce le genre *Socarnes* qu'il rapproche d'*Ephippiphora* de White et dont il donne une diagnose complète. En 1877, Miers, dans sa liste des espèces de Crustacés recueillis au Spitzberg par le Rev. Eaton (1), retrouve la *Lysianassa bidenticulata* que Bate avait depuis réuni à *L. nugax* de Phipps et la redécrit sous le nom d'*Anonyx bidenticulatus* en la distinguant de *Socarnes Vahli* Kröyer par la seconde dent située sur le *bord* postérieur du troisième segment pléal. C'est aussi à cette espèce qu'appartient l'Amphipode décrit sous le nom de *Socarnes ovalis* par Hoek dans les crustacés du « Willem

(1) *Annales and Mag. of Nat. Hist.*, 1877, Vol. XIX, p. 131.

Barents » (1) comme l'a fait connaître G. O. Sars qui le retrouva également dans les Amphipodes de l'expédition norvégienne du Nord de l'Atlantique. C'est à propos de ce genre de Boeck que G. O. Sars déclara d'abord qu'il ne le conservait que provisoirement, persuadé qu'une révision de la famille des Lysianassides réduirait de beaucoup le nombre des genres. Depuis, le savant professeur de Christiania a fait cette révision et il en est résulté au contraire un nombre de genres beaucoup plus considérable.

SOCARNES BOECK.

1830. *Lysianassa* (pro parte) Milne-Edwards.
1838. *Anonyx* (pro parte) Kröyer.
1847. *Ephippiphora* White.
1870. *Socarnes* Boeck.

Ce genre est, d'après notre tableau des *Lysianassidæ*, caractérisé comme il suit :

« Amphipode de la famille des *Lysianassidæ*, dont la première maxille a le carpopodite développé, le maxillipède avec le dactylopodite bien développé ainsi que les lames du basipodite et de l'ischiopodite, cette dernière étant arrondie à sa partie distale ; le premier péreiopode avec une extrémité non chéliforme ; le telson fendu : l'*angle* du troisième somite pléal sans dent distincte, et le quatrième article de l'antennule court. »

Quatre espèces :

1° **Socarnes Vahli** Kröyer.

1834. *Gammarus nugax* Owen, Appendix to John Ross, second Voyage, p. 87.
1838. *Lysianassa (Anonyx) Vahli*, Kröyer, Grönlands Amfipoder, p. 5.
1840. *Lysianassa Vahli* Kr., Milne-Edwards, Hist. nat. Crust., III, p. 21.
1844. *Anonyx Vahli* Kröyer, Naturhist. Tidsskrift, 2 R. Bd I, p. 599.
1848. *Anonyx Vahli* Kröyer, Voy. en Scand., Pl. xiv, fig. 1
1859. *Anonyx Vahli* Kr., Bruzelius, Skand. Amph. Gamm., p. 43.
1862. *Lysianassa Vahli* Kr., Bate, Crust. Amph. Brit. Museum, p. 68, Pl. x, fig. 9.

(1) *Nied. Arch. fur Zool.*, Suppl. Bd. I, 1882.

1865. *Lysianassa Vahli* Kr., LILLJEBORG, On the *L. Magellanica*, p. 21.
1866. *Lysianassa Vahli* Kr., GOES, Crust. Amph. Spetsb., p. 2.
1870. *Socarnes Vahli* Kr., BOECK, Crust. Amph. bor. et arct., p. 20.
1872. *Socarnes Vahli* Kr., BOECK, De Skand. og Arkt. Amph., p. 129, Pl. VI, fig. 8.
1887. *Socarnes Vahli* Kr., HANSEN, Malac. marin. Groenlandiæ, p. 62.
1888. *Socarnes Vahli* Kr., STEBBING, Amph. of *Challenger*, p. 161, 177, 214, 361, 393, 466, 599.
1891. *Socarnes Vahli* Kr., G.-O. SARS, Account of the Crust. of Norway, Amphipoda, p. 44, Pl. XVI, fig. 2.

2° **Socarnes Kroyeri** WHITE.

1848. *Ephippiphora Kroyeri* WHITE, Crust. in the collect. at the Brit. Mus. Ann. and Mag. Vol. I, 2e sér., p. .
1879. *Lysianassa Kroyeri* Spence Bate, G.-M. THOMPSON, New Zealand Crustacea, Trans. of the New Zool. Inst , Vol. XI, p. 237.
1884. *Ephippiphora Kroyeri* White , MIERS, Rep. on the Zool. coll. of H. M. S. « Alert », p. 311.
1888. *Socarnes Kroyeri* White, STEBBING, Amph. of *Challenger*, p. 225, 555.

3° **Socarnes bidenticulatus** SP. BATE.

1858. *Lysianassa bidenticulata* BATE, Ann. and Mag. Nat. Hist., 3e sér., Vol. I, p. 362.
1862. *Lysianassa nugax* Phipps , BATE , Cat. Amph. Brit. Mus., p. 65, Pl. X, fig. 3.
1863. *Lysianassa Vahli* GOËS (pro parte), Crust. Amph. Spetsb., n° 2.
1877. *Anonyx bidenticulatus* Bate, MIERS, Spets. Crust., Ann. and Mag. of Nat. Hist., p. 136.
1882. *Socarnes ovalis* HŒK, Crust. Willem Barent. Niedl. Arch. f. Zool. Suppl. I, p. 42, Pl. III, fig. 29.
1885. *Socarnes bidenticulatus* Bate, G.-O. SARS , Norske Nordhavs Exped., XIV, Crust., p. 139, Pl. XII, fig. 1.
1886. *Socarnes bidenticulatus* Bate, HANSEN, Dijmphna Togtet., p. 29, Pl. XXI, fig. 5-5*c*.
1887. *Socarnes bidenticulatus* Bate, HANSEN, Malac. Marin. Groenland, p. 62.
1888. *Socarnes bidenticulatus* Bate, STEBBING, Amph. of *Challenger*, p. 305, 466, 534, 567, 572, 599.

4° **Socarnes erythrophthalmus** ROBERTSON.

1891. *Socarnes erythrophthalmus* Robertson STEBBING (in litt.).

1892. *Socarnes erythrophthalmus* ROBERTSON, Amph. et Isop. of Firth of Clyde, Trans. Nat. Hist. Soc. of Glascow, Vol. III, p. 200.

Les trois espèces des mers septentrionales de l'Europe (1) se distinguent aisément l'une de l'autre :

1° Par le nombre d'articles du flagellum accessoire de l'antennule qui en compte quatre au plus dans *S. erythrophthalmus*, et de sept à neuf dans les deux autres espèces.

2° Par le bord postérieur du troisième segment pléal qui présente une forte dent dans *S. bidenticulatus* (2) et qui est simple dans les autres espèces.

3° Par la couleur du pigment oculaire qui est rouge dans *S. erythrophthalmus* et noir ou d'un brun noirâtre chez les autres.

4° Par la taille considérable dans *S. bidenticulatus* (jusqu'à 36 mm.) et dans *S. Vahli* (14 mm.) et beaucoup moindre dans la troisième espèce (3 mm.).

D'où le tableau suivant :

Flagellum accessoire de l'antennule	avec 4 articles au plus		*S. erythrophthalmus.*
	avec plus de 4 articles. Bord postérieur du 3e segment pléal.....	simple.....	*S. Vahli.*
		avec une dent..	*S. bidenticulatus.*

Socarnes erythrophthalmus n'a pas encore été décrit (3). Quand je consultai à cet égard le Rev. STEBBING en lui communiquant mes dessins, il me répondit que depuis longtemps il avait mon espèce dans sa collection sous le nom de *S. erythrophthalmus* nov. sp. et qu'il lui avait été envoyé de la Clyde par DAVID ROBERTSON.

(1) *Socarnes Kroyeri* a été trouvé dans l'Océanie australe (Terre de Van Diemen et Nouvelle-Zélande), mais on ne peut encore savoir si le type de WHITE est bien celui retrouvé par G.-M. THOMPSON (voir à ce sujet les discussions de MIERS, CHILTON et THOMPSON).

(2) Cette dent est visible dans les individus à tous les âges (SARS).

(3) Elle vient de l'être brièvement par D. ROBERTSON dans son récent Catalogue des Amphipodes et des Isopodes de la Clyde.

Cette espèce a été draguée dans le Pas-de-Calais, lors des sondages de l'*Ajax*, à 4 milles environ de Gris-Nez, par 50 mètres de profondeur dans un fond de gravier et de coquilles brisées. Ces fonds sont caractérisés par de nombreux exemplaires d'*Asteracanthion rubens*, *Solaster papposa*, *Ophiothrix fragilis*, *Pilumnus hirtellus*, *Hyas coarctatus*, *Ebalia tumefacta*, etc. J'y ai recueilli également plusieurs exemplaires de *Pleustes glaber* Boeck.

Le genre est représenté dans les régions polaires par le *S. bidenticulatus* qu'on n'a encore trouvé que dans le Groenland et au Spitzberg, et par *S. Vahli*, qu'on rencontre dans les mêmes régions, en Islande, à la Nouvelle-Zemble, dans la mer de Kara et en Norvège, surtout dans la partie septentrionale, et rarement plus au sud : Boeck l'a encore trouvé à Hangesund. *Socarnes erythrophthalmus*, rencontré jusqu'ici seulement sur les côtes anglaises (golfe de la Clyde) et au Nord de la France (Pas-de-Calais), semble par sa petite taille et sa décoloration le représentant dégénéré de ce type arctique.

VI.

TRYPHOSA NANA KROYER.

C'est un petit animal de 3 à 4 millimètres que l'on trouve d'ordinaire en grand nombre dans les cadavres des Crustacés de grande taille : *Platycarcinus pagurus*, *Maïa squinado*, etc. (1). Sa couleur est d'un blanc mat très pur sur lequel tranche seulement la tache rouge vif de l'œil (2). Le corps est d'ordinaire ramassé sur lui-même de façon à former une petite masse globuleuse presque sphérique.

Le *segment céphalique* (Pl. VII, fig, 1) se prolonge antérieurement par des angles pleuraux à peu près arrondis. L'œil est ovale, grand, recouvrant une grande partie de la surface latérale du céphalon et

(1) « This seems to be one of the sea-scavengers » dit Robertson (*Trans. of the Nat. Hist. Soc. of Glascow*, T. III, p. 204).

(2) « The Clyde specimens are salmon-coloured, with the eyes bright-red » (Robertson, *loc. cit.*).

composé d'un très grand nombre de cristallins. Son pigment est d'un rouge carmin très vif sur le vivant ; dans l'alcool, le rouge tourne à l'écarlate.

L'*antennule* a son article proximal robuste, large, trois fois plus long que les deux suivants réunis ; ceux-ci sont en effet très courts et servent de base à un quatrième article allongé qui, chez la femelle, est garni à sa face interne d'une série de petites rangées parallèles de poils sensoriels. Chez le mâle adulte ces poils prennent un très grand développement, se multiplient et donnent à l'appendice un aspect plumeux très spécial. A côté de cet article, s'insère le flagellum accessoire de trois articles, dont le premier, aussi long, ou à peu près, que le quatrième de l'antennule, est aplati et dilaté et couvert de poils sensoriels, surtout développés chez le mâle. Les deux derniers articles sont très réduits. Le flagellum compte de 8 à 10 articles chez la femelle, et chez le mâle, 3 ou 4 de plus. Le mâle porte en outre quelques calcéoles.

L'*antenne* a ses deux articles de base très courts, surtout le second où débouche la glande antennale au sommet d'une éminence conique. Les articles suivants sont allongés, surtout le quatrième qui est garni à sa face interne de séries parallèles de soies raides. Le flagellum qui compte une dizaine d'articles chez la femelle, peut en compter trente environ chez le mâle et porte une dizaine de calcéoles.

La *lèvre supérieure*, vue par la face antérieure, a la forme d'une petite lame ovalaire, séparée par un léger sillon de l'épistome (fig. 1, *ep*) qui forme sur la face une longue crête qui va se terminer entre les insertions des antennules.

La *mandibule* (fig. 2) est très allongée transversalement et terminée par une lame tranchante simple ; dans la mandibule droite il y a, à la face interne, un *processus accessorius* rudimentaire qui manque à la gauche. Le tubercule molaire, peu proéminent, a une surface ovalaire formée de cannelures rayonnantes et régulières. Le palpe, inséré très en arrière au-delà de ce tubercule, est triarticulé. Sur les deux derniers articles, il y a une rangée de soies à plumules courtes.

La *lèvre inférieure* est très développée ; elle est formée de deux lames symétriques élevées, bordées de poils courts à leur sommet

et portant latéralement des lames secondaires qui se recourbent en pointes aiguës vers la partie postérieure.

La *première maxille* (fig. 3) a un basipodite très réduit, se prolongeant vers la partie interne en une longue lame étroite surmontée par deux soies plumeuses. L'ischiopodite, très développé, est allongé et porte sur son bord supérieur six à sept dents larges et finement denticulées. L'article suivant est très réduit et sert de pédoncule au carpopodite aplati et légèrement courbé qui a son bord distal dentelé et portant une petite soie extérieurement.

La *deuxième maxille* (fig. 4) est également très allongée ; les deux lames du basipodite et de l'ischiopodite sont bordées de longs poils, dont le premier seul est plumeux (fig. 5).

Le *maxillipède* (fig. 6) a la structure typique : le basipodite a quelques petites dents sur son bord distal, et l'ischiopodite a son bord libre orné de petites découpures régulières où aboutissent des stries rayonnantes. Le dactylopodite est unguiforme et bien développé.

Le *premier péréiopode* (fig. 7, pl^1) a une plaque coxale développée ; le basopodite est large ; le propodite est un peu plus long que le carpopodite et présente un bord distal presque rectiligne où s'insère un dactylopodite à peine plus long que ce bord. Le *deuxième péréiopode* (pl^2) est plus long et plus grêle. Le propodite est moitié plus court que le carpopodite ; il est presque entièrement couvert de petits poils fins bifurqués à leur extrémité. Près du dactylopodite, ces poils s'allongent, dépassent cet article et sont barbelés ; au contraire sur la face antérieure ils se raccourcissent de façon à constituer une sorte d'imbrication de petites lames dentées. Le dactylopodite est court et ne dépasse pas le bord du propodite.

Les péréiopodes suivants sont assez courts et peuvent se dissimuler presque entièrement sous leurs plaques coxales. Les trois derniers ont des coxopodites très développés, surtout le premier ; les basipodites sont larges, presque circulaires et armés antérieurement de petites dents régulièrement espacées tandis que le bord postérieur est légèrement dentelé.

Les *pleura* des trois premiers segments du pléon sont bien développés : l'angle postérieur du troisième est légèrement arrondi. Les quatrième et cinquième pléopodes sont allongés, surtout le quatrième, et armés de quelques épines ; le sixième (fig. 8) présente

sur le bord interne de l'exopodite biarticulé quelques longs poils plumeux, 7 ou 8 chez le mâle, 3 ou 4 chez la femelle.

Le *telson* (fig. 9) présente une échancrure qui s'étend aux deux tiers de sa longueur ; il porte quatre épines, deux à l'extrémité, et deux sur le milieu des bords latéraux.

Le genre *Orchomenella* vient d'être créé par G. O. Sars (1) pour un certain nombre d'espèces de Lysianassides formant un petit groupe voisin d'*Orchomene* et dont les diverses espèces avaient été jusqu'ici rangées dans les genres *Anonyx*, *Orchomene* et *Tryphosa*. Selon le savant professeur de Christiania, ce genre contiendrait les cinq espèces suivantes :

1° *Orchomenella ciliata* (= *Tryphosa ciliata* G. O. Sars = *T. nana* Kröyer) ;

2° *O. pinguis* (= *Orchomene pinguis* Boeck) ;

3° *O. minuta* (= *Anonyx minutus* Kröyer) ;

4° *O. groenlandica* (= *Anonyx groenlandicus* Hansen) ;

5° *O. barbatipes* (= *Tryphosa barbatipes* Stebbing).

Les deux premiers types forment évidemment un ensemble naturel caractérisé par le premier article du flagellum accessoire de l'antennule qui dépasse la moitié du quatrième article de l'antennule ; par le basipodite de la première maxille qui ne porte que deux soies au plus ; par l'étroitesse du propodite du premier péreiopode, par un telson fendu et à extrémité distale obtuse et enfin par un épistome qui ne dépasse pas en avant la lèvre supérieure.

Anonyx minutus Kröyer ne doit pas, à mon avis, être placé dans le même genre que les deux précédents puisque Sars dit dans sa description « Epistome slightly projecting in front of the anterior lip », ce qui le fait rentrer dans le genre *Orchomene*.

De même l'*Anonyx groenlandicus* de Hansen, que Sars fait rentrer dans son nouveau genre, doit aussi être rangé dans le genre *Orchemene*. En effet, Sars, dans sa diagnose d'*Orchomenella* (loc.

(1) G.-O Sars, An account of the Crustacea of Norway, vol. I. Amphipoda, part. 3, p. 66, 1890.

cit., p. 66) dit expressément « Epistome less projecting than in that genus (*Orchomene*) » et si l'on consulte la planche 26 de Sars, à la figure donnant le profil de l'épistome, on voit que celui-ci fait au-dessus de la lèvre supérieure une forte saillie arrondie, en tout comparable à celle figurée dans *Orchomene serratus* Boeck (loc. cit., pl. 23), *O. crispatus* Goes, *O. pectinatus* Sars, *O. amblyops* Sars (pl. 25).

Quant à *Tryphosa barbatipes* Stebbing, je ne puis accepter l'avis de Sars qui veut le ranger dans son genre *Orchomenella*. Stebbing, en effet, en décrivant l'antennule, dit (1) « the secondary flagellum of four joints together equal in lengf to the first of the primary », et dans la fig. *as* de la planche vii, il montre que ce flagellum accessoire a 5 articles et un premier article court, manifestement plus petit que la moitié du quatrième article de l'antennule.

Restent donc dans le genre *Orchomenella* Sars les deux espèces *O. ciliata* et *O. pinguis* Boeck.

Mais comme nous l'avons vu (p. 170, note 1), la première de ces espèces correspond évidemment à *Anonyx nanus* Kröyer que Boeck a pris pour type de son genre *Tryphosa* : il s'en suit, d'après les règles de la nomenclature zoologique, que c'est ce dernier terme qui doit subsister et *Orchomenella* disparaître.

TRYPHOSA BOECK.

1838. *Anonyx* (pro parte) Kröyer.
1870. *Orchomene* (pro parte) Boeck.
1870. *Tryphosa* Boeck.
1871. *Orchomenella* (pro parte) G.-O. Sars.

La diagnose générique est la suivante :

« Amphipode de la famille des Lysianassides, dont la première maxille a le carpopodite bien développé et le basipodite avec deux soies seulement ; le maxillipède avec le dactylopodite bien développé ainsi que les lames du basipodite et de l'ischiopodite : le premier péreiopode avec une extrémité subchéliforme, l'ischiopodite étant égal au méropodite et le propodite étroit ; telson fendu à extrémité

(1) Stebbing, Amphipoda collected by *Challenger*, First Half, p. 629.

distale obtuse ; bord du troisième somite pléal sans dent distincte ; antennule avec le premier article du flagellum accessoire plus grand que la moitié du quatrième article de l'antennule ; épistome ne dépassant pas la lèvre supérieure ».

Deux espèces :

1° **Tryphosa nana** Kröyer.

1846. *Anonyx nanus* Kröyer, Naturh. Tidschr., 2 R., 2 B., p. 30.
1847. *Anonyx nanus* Kröyer, Voyage en Scandinavie, Pl. xvii, fig. 2.
1862. *Anonyx nanus* Kröyer, Bate, Cat. Amph. Brit. Mus., p. 78, Pl. xii, fig. 9.
1867. *Anonyx nanus* Kröyer, Heller, Beiträge z. näh. Kennt. Adriat., p. 24.
1868. *Anonyx nanus* Kröyer, Lilljeborg, On the Lysianassa magellanica, p. 28.
1870. *Tryphosa nanus* Kröyer, Boeck, Crust. Amph. bor. et arct., p. 37.
1876. *Tryphosa nanus* Kröyer, Boeck, De Skand. og Arkt, Amphip., p. 181.
1882. *Tryphosa ciliata* G.-O. Sars, Overs. ov. Norg. Crust. I, p. 81, Pl. iii, fig. 4.
1891. *Orchomenella ciliata* G. O. Sars, Account of the Crust. of Norway, Vol. I, p. 69, Pl. xxv, fig. 2.
1892. *Orchomenella ciliata* Sars, Robertson, Amph. et Isop. of Firth of Clyde, Trans. Nat. Hist. Soc. of Glascow, T. III, p. 204.

Nec

1891. *Tryphosa nana* Kröyer, G.-O. Sars, Account of Crust. of Norway, Vol. I, p. 76, Pl. xxvii, fig. 1.

2° **Tryphosa pinguis** Boeck.

1860. *Anonyx pinguis* Boeck, Forhandl. vu de Skand. Naturf., p. 642.
1865. *Anonyx pinguis* Boeck, Lilljeborg, On Lysianassa Magellanica, p. 29.
1870. *Orchomene pinguis* Boeck, Crust. Amphip. bor. et art., p. 35.
1876. *Orchomene pinguis* Boeck, De Skand. og Arkt. Amph., p. 176, Pl. v, fig. 1.
1891. *Orchomenella pinguis* Boeck, G.-O. Sars, Account of the Crust. of Norway, p. 67, Pl. xxiv, fig. 2.

Ces deux espèces sont très voisines ; le telson suffit pour les différencier : dans la première il n'y a qu'une seule paire d'épines latérales tandis que dans la seconde, il y en a deux paires, l'une sur l'autre.

La première de ces espèces, *Tryphosa nana*, a été recueillie sur

les côtes de Norvège et du Danemarck, aux îles Shetland (NORMAN), sur les côtes anglaises, à Cumbræ (ROBERTSON), sur les côtes de France (CHEVREUX) et dans l'Adriatique (HELLER).

VII.

COLOMASTIX PUSILLA GRUBE.

Ce petit Amphipode est rare dans le Pas-de-Calais : je n'en ai jamais trouvé que deux exemplaires jeunes, qui mesuraient de 2^{mm} à $2^{mm},5$ (1). Il est blanchâtre et presque transparent. La forme générale du corps (Pl. VIII, fig. 1), est étroite et allongée.

Le *segment céphalique* (fig. 1, 2) a l'angle latéral arrondi, s'avançant entre les insertions des antennes, de façon à recouvrir la base de l'antenne qui ne devient visible que quand l'animal est vu un peu par dessous, comme dans la fig. 2. L'œil est arrondi, composé d'une douzaine de cristallins implantés dans une tache de pigment brunâtre.

L'aspect des antennes est très caractéristique : il semble au premier aspect ne pas y avoir de flagellum, tant ceux-ci sont réduits (2).

L'*antennule* est composée d'un protopodite de trois articles dont le proximal est le plus large et le plus long ; les autres vont en diminuant de grandeur jusqu'au flagellum formé de trois petits segments enfoncés l'un sur l'autre de façon à donner l'illusion d'un article unique. Ces trois derniers articles portent des poils senso-

(1) Selon GRUBE, l'animal adulte mesure de 3 à 4 millimètres, SPENCE BATE lui donne à peu près les mêmes dimensions (3/20 de pouce), et NORMAN a eu des exemplaires de 1/5 de pouce. Comme mes exemplaires étaient plus petits, qu'ils ne présentaient pas de dents sur le bord du propodite du second péreiopode, ni à droite ni à gauche, qu'ils ne présentaient ni oostégites, ni pénis, j'en conclus qu'ils n'étaient pas encore adultes.

(2) « I know of in Amphipod, except the members of the Family Hyperiadæ that vhas the flagella of both Antenna in a condition so rudimentary as those of *Exungia* » (= *Colomastix*) écrit NORMAN (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, sér. IV, vol. III, p. 360).

riels, tandis que les trois premiers portent sur leur bord inférieur des épines courtes (1).

L'*antenne,* un peu plus grêle que l'antennule, a un coxopodite très réduit sur lequel s'articule le basipodite également ramassé et portant à sa face inférieure le petit orifice de la glande antennale, orifice qui n'est pas situé, comme de coutume, sur une éminence conique. Les trois articles suivants sont plus allongés et portent latéralement et extérieurement une rangée rectiligne de petits denticules qui se continue sans interruption sur les trois articles, de la base au sommet. Le flagellum est constitué par trois articles très courts garnis de poils raides.

Les pièces buccales sont assez difficiles à mettre en évidence à cause de leur extrême petitesse : la *lèvre supérieure* (fig. 3) vue par la face ventrale, se présente comme un repli plus large sur la partie médiane que sur les bords et surmonté par un renflement semi-sphérique se terminant par une crête séparée de la face inférieure du céphalon, crête qui se projette de face comme une éminence conique : c'est l'épistome (*ep*).

La *mandibule* (fig. 3 et 4, *md*) est tout à fait caractéristique ; il n'y a pas de palpe, et au lieu des dents habituelles sur la partie tranchante, il y a cinq longs prolongements chitineux égaux. Le processus molaire est court et obtus. C'est, à ma connaissance, la première fois qu'une mandibule de cette forme est signalée chez les Amphipodes.

La *lèvre inférieure* (fig. 3, *li*) se détache de l'épaississement chitineux qui délimite les insertions des maxilles sous forme de lame triangulaire, bordée de part et d'autre de lames terminées par des pointes latérales et inférieures.

La *première maxille* (fig. 5, *mx*[1] et fig. 6) se compose seulement de trois articles : un coxopodite (*cxp*) court, un basipodite (*b*) lamelleux dont l'angle supérieur et externe se relève et se couvre de poils raides ; l'ischiopodite (*i*), beaucoup plus réduit et inséré sur l'angle latéral et supérieur, a la forme d'une lame à peu près quadrangulaire portant quatre longues soies sur son bord distal.

(1) Selon Spence Bate (*Cat. of Amph. of Brit. Mus.*, Pl. xlvi, fig. 10 *b*), il y aurait, chez le mâle adulte, deux grosses soies sensorielles sur le flagellum de l'antennule.

La *deuxième maxille* (fig. 3, mx^2, et fig. 7) est plus petite que la première, mais présente à peu près la même disposition, s'éloignant ainsi considérablement de la forme constante de cet appendice dans la plupart des Amphipodes.

Les *maxillipèdes* (fig. 8) forment par la soudure de leurs premiers articles une sorte de vaste opercule qui recouvre toutes les autres parties buccales. Les coxopodites (fig. 5, *cxp*) sont soudés sur leur partie médiane et forment une base unique aux deux appendices. Les basipodites (fig. 5, 8, *b*) également soudés l'un à l'autre sont prolongés à leur partie interne par une lame (b^1) qui vient fermer la fente laissée entre les deux ischiopodites : cette lame provient de la soudure des deux lamelles internes des basipodites. Les ischiopodites sont séparés et forment deux larges lames prolongées au delà de l'insertion du reste de l'appendice et atteignant le milieu du carpopodite. Les quatre derniers articles sont allongés, armés de quelques soies raides. Le dactylopodite est bordé sur son bord interne d'une rangée de petites soies parallèles.

Les sept segments thoraciques sont à peu près de même grandeur : ils sont arrondis et étroits et contribuent à donner l'aspect grêle qui caractérise cet Amphipode.

Le *premier péreiopode* (fig. 1, 2) présente une forme tout à fait spéciale : il ne mérite en aucune façon le nom de gnathopode que l'on donne d'ordinaire à cet appendice dans les autres Amphipodes et montre bien que l'on devrait abandonner cette appellation physiologique de gnathopode pour le terme morphologique de péreiopode, applicable dans tous les cas. Il est long et grêle. Le coxopodite forme une petite plaque protégeant l'insertion de l'appendice ; le basipodite est allongé comme de coutume et les articles suivants jusqu'au propodite inclusivement sont plus petits et à peu près de même longueur. Le propodite (fig. 9, *p*) semble terminé par une touffe de longues soies rigides remplaçant le dactylopodite, mais en examinant de près cette extrémité, on s'aperçoit qu'une de ces soies est un peu plus longue et plus forte et qu'elle est mue par un muscle à long tendon situé dans le propodite : c'est le dactylopodite (*d*).

Le *deuxième péreiopode* est plus important que le précédent : la plaque coxale est ovalaire, comme les articles correspondants des appendices suivants ; le basipodite est allongé et les deux articles suivants sont plus réduits ; le carpopodite et le propodite sont plus

considérables et de même longueur, le dernier étant plus étroit que le premier; leurs bords postérieurs sont bordés de longues soies simples entremêlées de petits poils fins. Le dactylopodite est unguiforme.

Les *cinq derniers péreiopodes* sont bâtis sur le même type, et n'offrent rien de remarquable que la présence de deux petits denticules sur le bord du propodite.

Les branchies, insérées à la face interne des coxopodites des six derniers péreiopodes sont de petites vésicules ovalaires peu développées.

Les trois premiers segments du pléon sont un peu plus larges que les segments du péreion, les pleura sont peu développés et ont leurs angles postérieurs arrondis. Ils portent chacun une paire de courts pléopodes natatoires : leur basipodite porte à sa partie distale les deux petits rétinacles habituels, et le premier article de l'endopodite porte une seule soie fourchue profondément fendue.

Le reste du pléon est court; il porte trois paires d'appendices dont la première présente une particularité qui caractérise cet Amphipode aberrant. Ce quatrième pléopode, ou premier uropode, a un pédoncule (coxopodite + basipodite) court et, à côté d'un exopodite lancéolé, un endopodite également lancéolé mais terminé par une sorte de bouquet de poils formé, non pas par des poils à insertion nette, mais de cinq ou six lanières courtes semblant provenir de l'effilochage de l'extrémité (1).

Le pléopode suivant a ses deux rames lancéolées et bordées de fines dentelures sur leur bord interne; enfin le dernier (fig. 10), plus court que le précédent, présente la même apparence.

Le *telson* est élargi vers sa partie distale avec le bord postérieur très légèrement concave.

Cet Amphipode fut trouvé pour la première fois dans l'Adriatique, près de Trieste, par Grube en 1861, qui en donna une description, sans figures, trois ans plus tard dans ses « Descriptions d'Amphipodes de la Faune de l'Istrie. » Quoique cette description soit suffisante pour démontrer que ce Crustacé est bien celui qui fut décrit sous des

(1) J'ai vérifié cette particularité sur mes deux exemplaires.

noms différents par les auteurs anglais, elle renferme de nombreuses erreurs. Ainsi dans la diagnose générique GRUBE écrit : « Pedes maxillares exungues » alors que le dactylopodite est parfaitement développé comme le montrent le dessin de NORMAN et le mien. Dans la diagnose du genre il décrit les premiers péreiopodes comme « tenues, exungues » comme il le semble au premier abord, à cause de la réduction du dactylopodite, mais dans la diagnose spécifique il confond les péreiopodes des deux paires et après avoir décrit le premier, il ajoute sans s'apercevoir qu'il décrit le second « margine manus supero recto, infero leniter curvato, unque dimidia fere longitudine ejus ». Il rapproche son genre *Colomastix* du genre *Cratippus* que BATE venait de décrire dans son « Catalogue des Amphipodes de British Museum » (1). Cette description et les figures (Pl. XLVI, fig. 10) qui l'accompagnent ne donnent malheureusement aucun détail sur les pièces buccales. L'auteur anglais décrit le premier péreiopode comme « scarcely subchelate », erreur rectifiée par GRUBE et plus tard par NORMAN. Il donne les deux figures des propodites des deux péreiopodes de la deuxième paire, celui de droite et celui de gauche, en ajoutant « on the right side, the inferior angle i formed into a hollow cup, on the left an two short distal theet. » D'après mon observation, ce caractère ne se trouverait que dans le mâle adulte ; il manque certainement chez le jeune. En 1865, dans le *Zoological Record*, BATE insiste sur la différence du premier gnathopode dans son espèce et dans l'espèce de GRUBE, où cet appendice serait terminé par quelques épines au lieu d'être « scarcely subchelote » : ce qui ne serait selon lui qu'un caractère sexuel. Il en conclut qu'il n'y a pas besoin de créer un nouveau genre et il maintient *Cratippus*, sans s'apercevoir, comme le fait remarquer STEBBING (Amph. Challenger, p. 354), que *Colomastix* est antérieur d'un an.

En 1866, HELLER retrouva l'espèce de GRUBE dans l'Adriatique et à côté une nouvelle espèce qu'il appelle *Cratippus crassimanus* et qui, selon STEBBING (*loc. cit.*, p. 367) doit se confondre avec la première. En effet aucun caractère tranché ne les sépare, sauf que le

(1) GRUBE (*loc. cit.*, p. 208), semble s'excuser de n'avoir pas connu la description de BATE quand il créa son genre : il oublie que son travail date de 1861, alors que celui de SPENCE BATE parut en 1862.

propodite du second péreiopode possède trois dents (Pl. IV, fig. 12) sur son bord inférieur : ce qui n'est probablement que la caractéristique d'un mâle complètement adulte.

NORMAN, en 1869, la retrouva sur les côtes d'Irlande et en donna une excellente description accompagnée de plusieurs figures. Il en fit le type d'un genre nouveau et l'appela *Exungia stilipes*. Trompé par l'erreur de BATE à propos du premier péreiopode, il vit bien cependant que les deux genres étaient voisins : ils ne se différenciaient, selon lui, que par « le remarquable caractère du premier gnathopode » (1). Il décrivit le maxillipède et insiste sur la structure des extrémités des péreiopodes, qu'il compare avec ceux de *Tritæta gibbosa*, et qui sont, d'après lui, en rapport avec les habitudes éthologiques de ces deux genres d'Amphipodes qui, tous deux, habitent dans les éponges.

En 1876, STEBBING réétudia cette espèce et montra que l'Amphipode décrit sous les noms de *Colomastix pusilla* par GRUBE, de *Cratippus tenuipes* par BATE et d'*Exungia stilipes* par NORMAN était une seule et même espèce à laquelle devait être réservée le nom donné par GRUBE.

Comme, jusqu'ici, on ne connaissait des parties buccales que le maxillipède décrit par NORMAN, on s'était basé sur quelques caractères secondaires, comme le peu de développement des plaques coxales, la brièveté des antennes, etc., pour placer ce genre *Colomastix* dans des Podocérides, dans le voisinage des *Corophium*. Mais la structure si singulière de la mandibule et des maxilles doit, à mon avis, en faire le type d'une famille spéciale ne contenant encore que ce seul genre.

Gen. **COLOMASTIX** GRUBE.

1861. *Colomastix* GRUBE.
1862. *Cratippus* BATE.
1869. *Exungia* NORMAN.

(1) « No dactylos, its place supplied by a fasciculus of little spines projecting directly forwards ». Nous avons vu qu'une de ces petites épines était le véritable dactylopodite, possédant encore un muscle propre.

Une seule espèce, en Europe (1).

Colomastix pusilla Grube.

1861. *Colomastix pusilla* Grube, Ein Ausflug nach Triest und dem Quarnero, Beiträge zur Kenntniss Thierwelt dieses Gebietes, p. 137.
1862. *Cratippus tenuipes* Bate. Catal. of. t. specimens of Amph. Crust. of the British Museum, p. 276, Pl. xlvi, fig. 10.
1863. *Cratippus tenuipes* Bate et Westwood, Brit. Sess. Eyed Crust., T. I, p. 485.
1864. *Colomastix pusilla* Grube, Beschreib. einig. Amphipod. der istrichen Fauna, Archiv. f. Naturgesch., XXX. 1 B, p. 206.
1864. *Colomastix pusilla* Grube, Die Insel Lussin und ihre Meeres fauna, p. 75.
1865. *Cratippus tenuipes* Bate, Zoological Record, Vol. I, p. .
1866. *Cratippus pusillus* Grube, Heller, Beiträge zur näh. Kennt. der Amph. der Adriat. Meeres, p. 50.
1866. *Cratippus crassimanus* Heller, Beiträge zur näh Kennt. des Amph. des Adriat. Meeres, p. 50, Pl. iv, fig. 12, 13.
1869. *Exungia stylipes* Norman, Notes of a Week's Dredging in the West of Ireland, Ann. and Mag. of Nat. Hist., sér. IV, Vol. 3, p. 359, Pl. xxii, fig. 7-12.
1876. *Cratippus tenuipes* Bate, Stebbing, On some new and little-kuown Amphip., Ann. and Mag. of Nal. Hist., sér. IV, Vol. 18, p. 447, Pl. xx, fig. 4.
1887. *Exungia stylipes* Norman, Chevreux, Cat. Crust. Bretagne, Bull. Soc. Zool. Franc., T. XII, p. 30 du tirage à part.
1887. *Cratippus crassimanus* Heller, Chevreux, Amph. de Bretagne, Assoc. franç. av. des Sciences, Congrès de Toulouse, p. 3 du tirage à part.
1888. *Exungia stylipes* Norman, Chevreux, Contrib. à l'Étude des Amph. de France, Bull. Soc. d'Études scientifiques de Paris, 11e année, p. 4 du tirage à part.
1888. *Colomastix pusilla* Grube, Stebbing, Amph. collect. by *Challenger*, p. 329, 336, 348, etc.

Dans le Pas-de-Calais, j'ai trouvé cet Amphipode dans des fonds de dragages ayant ramené diverses espèces d'Éponges, des fonds de 40 à 50 mètres, à l'accore de la pointe nord du Colbart.

(1) Haswell en 1880 (Proced. of the Linn. Soc. of New South Wales, Vol. IV), décrivit une nouvelle espèce de ce genre, *C. Brayieri*, des côtes d'Australie, et la même année, Kossmann, dans son Voyage sur les côtes de la mer Rouge, en décrivit une troisième, *C. hamifer*, très voisine du type que nous venons de décrire.

Il a été signalé sur les côtes anglaises à Bamff (Bate) et sur les côtes d'Irlande (Norman); sur les côtes françaises au Havre, au Croisic (Crevreux), à Roscoff (Grube) : dans la Méditerranée, à Villefranche (Chevreux) et dans l'Adriatique (Grube, Heller).

Wimereux, le 20 Avril 1892.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE V.

Perrierella Audouiniana Spence Bate.

Fig. 1. — Femelle adulte, vue de profil.

Fig. 2. — Œuf pris dans la cavité incubatrice de la femelle.

(Les fig. 1 et 2 sont dessinées à la chambre claire et au même grossissement).

Fig. 3. — L'extrémité antérieure du céphalon, vu de profil, avec l'antennule, l'antenne, l'épistome (*ep*) et la mandibule (*md*) en place.

œ, œil.

Fig. 4. — Mandibule gauche, vue par la face externe.

Fig. 5. — Les maxilles en place.

mx^1, première maxille de gauche, avec son coxopodite (*c*), son basipodite (*b*), son ischiopodite (*i*) ; *mx*^{2}*d*, la deuxième maxille droite, avec son coxopodite (*c*), son basipodite (*b*) et son ischiopodite (*i*) ; *mx*^{2}*g*, insertion de la deuxième maxille gauche ; *mxp*, insertion de la base commune des deux maxillipèdes.

Fig. 6. — Maxillipède droit vu par la face externe.

Fig. 7. — Premier péreiopode.

Fig. 8. — Deuxième péreiopode.

Fig. 9. — Extrémité postérieure du corps, vue de profil.

Fig. 10. — Extrémité postérieure du corps, vue par la face dorsale.

pl[4], *pl*[5], *pl*[6], les pléopodes des quatrième, cinquième et sixième paires.

Les fig. 3, 4, 5, 7, 8, 10, sont dessinées au même grossissement ; la fig. 6 à un plus fort et la fig. 9 à un plus faible grossissement que les précédentes.

PLANCHE VI.

Socarnes erythrophthalmus Robertson.

Fig. 1. — Extrémité céphalique du mâle, vue de profil, avec l'antennule, l'antenne, l'épistome (*ep*), la mandibule (*md*), et le maxillipède (*mxp*).

Fig. 2. — Calcéole et poil sensoriel de l'antennule.

Fig. 3. — Angle antérieur et inférieur du céphalon.

Fig. 4. — La mandibule (*md*), l'épistome (*ep*) et la lèvre inférieure (*li*), vues de profil et *in situ*.

Fig. 5. — La première maxille vue par la face externe.

b, basipodite ; *i*, ischiopodite ; *c*, carpopodite.

Fig. 6. — La deuxième maxille vue par la face externe.

c, coxopodite ; *b*, basipodite ; *i*, ischiopodite.

Fig. 7. — Le maxillipède droit vu de profil.

b, crête interne du basipodite.

Fig. 8. — Premier péreiopode du mâle.

Fig. 9. — L'extrémité postérieure du corps vue de profil.

Fig. 10. — La même, vue par la face dorsale.

pl[5], *pl*[6], les pléopodes des cinquième et sixième paires.

Les fig. 1, 8, 10, sont dessinées au même grossissement ; les fig. 4, 5, 6, 7, sont dessinées à un même et plus fort grossissement.

PLANCHE VII.

Tryphosa nana Kroyer.

Fig. 1. — Extrémité céphalique vue de profil avec l'antennule, l'antenne, l'épistome (*ep*), la mandibule (*md*) et le maxillipède (*mxp*).

Fig. 2. — La mandibule.

Fig. 3. — La première maxille.

Fig. 4. — La deuxième maxille.

Fig. 5. — Les extrémités du basipodite et de l'ischiopodite de la deuxième maxille vues à un plus fort grossissement.

Fig. 6. — Le maxillipède (le coxopodite n'a pas été figuré).

Fig. 7. — Le premier (pt^1) et le deuxième péreiopode (pt^2).

Fig. 8. — Le sixième pléopode.

Fig. 9. — Le telson vu par la face dorsale.

Les fig. 1 et 7 sont dessinées au même grossissement ; les fig. 2, 3, 4, 8 et 9, sont dessinées à un plus fort grossissement, et la fig. 5 à un grossissement encore plus considérable.

PLANCHE VIII.

Colomastix pusilla Grube.

Fig. 1. — Mâle adulte vu de profil.

Fig. 2. — Extrémité céphalique du même, vue de profil, avec l'antennule, l'antenne, le maxillipède et le premier péreipode *in situ*.

Fig. 3. — Appareil buccal.

ep, épistome ; *md*, mandibule ; *li*, lèvre inférieure ; mx^2, deuxième maxille (toutes les pièces sont vues par la face externe et dessinées *in situ*).

Fig. 4. — La mandibule, vue par la face externe.

Fig. 5. — Appareil buccal.

mx^1, première maxille gauche ; mx^2, insertion de la deuxième maxille gauche ; *cxp*, coxopodites ; *b*, basipodites ; *b'*, lame externe des basipodites des maxillipèdes (toutes ces pièces sont vues par la face interne et dessinées *in situ*).

Fig. 6. — Première maxille avec son coxopodite (*exp*), son basipodite (*b*), et l'ischiopodite (*i*).

Fig. 7. — Deuxième maxille.

Fig. 8. — La paire des maxillipèdes.

b, les deux basipodites soudés et *b'*, la lame interne des deux basipodites vue par transparence.

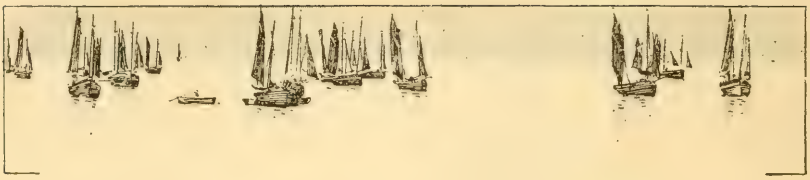
Fifi. 9. — Extrémité du premier péreiopode.

p, propodite ; *d*, dactylopodite.

Fig. 10. — Sixième pléopode.

Fig. 11. — Telson.

Les fig. 3, 5, 8, 9, 10 et 11, ont été dessinées à un même grossissement ; les fig. 4, 6 et 7, à un grossissement plus considérable.



LES ASCIDIENS DES CÔTES DU BOULONNAIS

PAR

CHARLES JULIN,

Chargé de cours à l'Université de Liège.

(Recherches faites sous les auspices de la fondation scientifique ÉLIZABETH THOMPSON).

I.

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE ET L'EMBRYOGÉNIE DE *STYELOPSIS GROSSULARIA* (gen. TRAUSTEDT, sp. P. J. VAN BENEDEN).

Pendant plusieurs séjours que j'ai faits en ces dernières années au Laboratoire de Zoologie maritime de Wimereux (Pas-de-Calais), j'ai pu recueillir et préparer de très nombreux matériaux, qui me permettront peut-être, si le temps ne me fait pas défaut, d'entreprendre la Monographie des Ascidiens, tant simples que composés, des côtes du Boulonnais.

Je puis dès maintenant publier une étude anatomique et embryogénique assez complète d'une espèce appartenant à la famille des Cynthiadées, la *Styelopsis grossularia*.

Cette étude comprendra une introduction et six chapitres; chaque chapitre sera consacré à l'anatomie et au développement d'un système d'organes.

Dans l'INTRODUCTION je m'efforcerai d'exposer la bibliographie, la synonymie, la distribution géographique, l'habitat, les caractères extérieurs, tant sur le vivant que sur l'animal conservé, et, enfin, l'anatomie de l'espèce, telle qu'elle résulte surtout de l'examen de dissections faites à l'œil nu ou à la loupe.

Le CHAPITRE I sera consacré à la *structure*, à la *texture* et au *développement des organes et des produits sexuels.*

Le CHAPITRE II traitera de la *structure,* de la *texture* et du *développement de la paroi du corps.*

Le CHAPITRE III comprendra l'étude de la *structure,* de la *texture* et du *développement du système nerveux et de la glande hypophysaire.*

Le CHAPITRE IV sera réservé à l'étude de la *structure*, de la *texture* et du *développement du sac branchial, du tube digestif et de la cavité péribranchiale.*

Le CHAPITRE V, à la *structure,* à la *texture* et au *développement du cœur et du système vasculaire.*

Enfin, dans le CHAPITRE VI, je réunirai le plus de documents que je pourrai concernant le *développement de la larve.*

Avant d'exposer les résultats que m'ont fournis ces recherches, je tiens à adresser publiquement l'expression de ma plus profonde reconnaissance à mon savant collègue et ami, M. le professeur ALFRED GIARD, pour l'hospitalité généreuse qu'il m'a offerte dans son laboratoire maritime, ainsi que pour les utiles conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer avec sa bienveillance habituelle. Je me fais également un devoir de remercier mon ami, M. JULES BONNIER, toujours prêt à venir en aide aux travailleurs qui séjournent à la station de Wimereux.

INTRODUCTION.

I. Bibliographie, Synonymie, Distribution géographique et Habitat.

Dans ses recherches sur *l'Embryogénie, l'Anatomie et la Physiologie des Ascidies simples* (1), mon savant compatriote, P. J. VAN BENEDEN, décrit succinctement une nouvelle espèce, qu'il désigne sous le nom d'*Ascidia grossularia*.

Voici comment il la caractérise :

« Corps de forme ovale, déprimé, complètement sessile, c'est-à-dire que cette Ascidie s'attache par toute la largeur du corps ; sac branchial sans plis ; les vaisseaux s'entrecoupent à angle droit et forment des carrés. — Test corné, presque lisse, de couleur rouge. — Hauteur : 0^m 01 ».

« Cette espèce, ajoute l'auteur, quoique très commune, ne paraît pas avoir été décrite encore ; elle est très petite, se fixe par une base très large, comme un cloporte, sur les écailles d'huîtres surtout. Il n'y a point de replis dans le sac branchial ; mais il existe un sillon assez profond, qui conduit du tube à la bouche. Elle se distingue toujours par sa belle coloration rouge. Le vitellus a cette même couleur.

« On les trouve surtout en abondance sur les huîtres provenant de Britlingsee. C'est avec les huîtres que cette espèce est rapportée ».

La Planche XIV de ce mémoire nous fournit, dans les fig. 7 à 11, les images suivantes :

1° L'Ascidie, grandeur naturelle, fixée sur une écaille d'huître ;

2° Un fragment de la paroi du sac branchial, montrant la forme ovalaire, très allongée, des stigmates branchiaux ;

3° Un fragment de l'appareil sexuel, représentant une partie de

(1) *Mémoires de l'Académie royale de Belgique*, t. XX. Bruxelles, 1846.

l'ovaire et du testicule sous forme de petits sacs (*spermosacs* de l'auteur);

4° Un de ces spermosacs isolé;

5° Quelques œufs de diverses tailles, pourvus de leur vésicule germinative. « Ils sont d'abord incolores, » dit l'auteur.

Dans « *Oversigt over de fra Danmark og dets nordlige Bilande Kjendte-Ascidiæ simplices* » (1), M. TRAUSTEDT donne (p. 22 du tiré à part) la synonymie de l'espèce qui nous occupe.

J'aurais désiré pouvoir soumettre à une révision complète cette synonymie établie par M. TRAUSTEDT, parce que certaines indications que nous fournit à cet égard le savant danois, et que j'ai pu contrôler, sont erronées en ce sens que l'espèce dont il est fait mention dans certains mémoires cités par M. TRAUSTEDT ne se rapporte nullement, selon moi, à celle qui nous occupe. Tel est notamment le cas pour l'espèce décrite par ALDER sous le nom de *Cynthia glomerata* (2), et que M. TRAUSTEDT considère, à tort, je pense, comme synonyme de *Styelopsis grossularia*. Tel encore pour la *Polycarpa glomerata* de HELLER (3). D'autre part, M. TRAUSTEDT est d'avis que l'espèce décrite par STIMPSON, sous le nom de *Cynthia gutta* (4) n'est autre que la nôtre. Je ne veux pas le nier; mais la description de STIMPSON est si brève et si vague, que je n'ai pas la moindre certitude sur l'identité de cette espèce.

(1) *Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjobenhavn*, 1879-80. Kjobenhavn, 1880.

(2) ALDER, On the British Tunicata (*Annals and Magazine*, t. XI, 3e série. London, 1863, p. 166).

(3) HELLER, Untersuchungen über die Tunicaten des Adriat. und Mittelmeere. — III (I) Abth. — *Denkschr. der Kais. Akad. der Wissensch.* (*Math. naturw. Classe*), t. XXXVII, p. 264. Wien, 1877. L'espèce, décrite par HELLER sous le nom de *Polycarpa glomerata*, et qui est très probablement la même que *Cynthia glomerata* d'ALDER, outre qu'elle diffère de la nôtre par quelques autres caractères de moindre importance, s'en écarte absolument par les caractères suivants du sac branchial et des organes sexuels. I. Il existe plusieurs bourrelets représentant les plis branchiaux. Peu marqués, ils sont caractérisés par ce fait qu'à leur surface les côtes longitudinales sont plus rapprochées qu'ailleurs. Deux d'entre eux, plus volumineux, siègent, l'un à droite et l'autre à gauche du raphé dorsal; il en existe, en outre, de plus petits, vers la face ventrale, l'un à gauche et habituellement deux à droite. II. Il y a deux organes génitaux, symétriquement disposés par rapport à la ligne médiane.

(4) *Proceedings of the Boston Soc. of nat. history*, t. IV, 1854, p. 231. — La communication de M. STIMPSON était du 16 juin 1852.

Malheureusement, je n'ai pu me procurer toutes les publications nécessaires pour entreprendre ce petit travail de révision. Aussi, pour la partie de la synonymie que je n'ai pu contrôler, me bornerai-je à reproduire les renseignements bibliographiques fournis par M. Traustedt. Les voici :

Cynthia grossularia : 1° Alder. Catal. of the Moll. of Northumberland ad Durham (*Transact. of the Tyneside Nat. F. C.*, vol. I, part. II, 1848, p. 97) ; 2° Forbes and Hanley. Brit. Moll., t. I, 1853, p. 40 ; 3° Lütken. Nogle Bem. om enlige Sopunge (*Nat. For. Vid. Medd.*, 1860, p. 208) ; 4° Mac Intosh, Marine fauna of St-Andrews, 1875, p. 55 ; 5° Lenz. Die wirbell. Thiere d. Travemünder Bucht, I, p. 24 (*Anhang I z. d. Jahresb.*, 1874-1875, *d. Kommiss.*, etc.).

Alder, dans ses « British Tunicata » (1) donne sur *Cynthia grossularia* les renseignements suivants :

« *C. grossularia* est une espèce extrêmement variable, changeant tellement d'apparence dans les diverses situations où on la rencontre et dans les différentes circonstances, que nous avons parfois été amené à penser qu'elle représente, en réalité, plus d'une espèce. Quand elle vit isolée, elle est plutôt déprimée et le test est étalé en une mince membrane à base arrondie. Lorsqu'ils sont abrités, par exemple sous des rochers, les individus sont accumulés en masses compactes, et ils sont alors si serrés qu'ils ne peuvent se développer qu'en hauteur, et adhèrent fortement les uns aux autres par leurs faces latérales. Dans ce cas, le jeune animal s'attache souvent à la surface de la mère, de sorte qu'à première vue, il apparaît comme un bourgeon de cette dernière..... »

En résumé, bien qu'incomplète, cette description du faciès extérieur de *C. grossularia* correspond bien à celui de notre espèce.

Gwyn Jeffreys, dans son rapport collectif : *Last report on dredging among the Shetland Isles* (2) signale, de nouveau, cette espèce, *Cynthia grossularia,* comme ayant été recueillie communément sur les côtes des Shetland.

C'est aussi, à coup sûr, cette même espèce qu'a décrite Kupffer dans : *Bericht über die Resultate der in Jahren 1871 und 1872*

(1) *Loc. cit.*, p. 165.

(2) *Report of Brit. Association for Advanc. of Science*, 1868, p. 303. — Les Tuniciers, énumérés dans ce rapport, ont été déterminés par Alder.

ausgef. Expedition für Erforsch. der Nord-und Ostsee. VII Tunicata, p. 221). Voici, d'après KUPFFER, les caractères principaux de *Cynthia grossularia.*

Le sac branchial est dépourvu de véritables plis : seulement, à droite, sur la face dorsale, il existe un bourrelet, affectant la forme d'un repli, et dans l'étendue duquel les côtes longitudinales sont plus rapprochées que dans le restant du sac branchial. Le treillis branchial s'y montre, en outre, souvent irrégulier.

Enfin cette espèce ne possède qu'une seule glande génitale, située du côté droit.

Sous le nom de *Styela grossularia*, M. TRAUSTEDT (1) a donné de l'espèce qui nous occupe la description la plus complète, à ma connaissance, que nous en possédions jusqu'à ce jour. La voici textuellement :

« Corps sphérique, aplati en forme d'ellipsoïde ou conique; parfois fixé par une large base, d'autres fois par une très petite surface. Longueur : 1 — 1 1/2 centimètre.

« Manteau mince, résistant, généralement lisse, souvent transparent, rouge-brique.

« Orifices buccal et cloacal quadrilobés, portés par des siphons courts, presque entièrement rétractiles. Siphon cloacal à peu près central.

« Tentacules coronaux non ramifiés, triangulaires : 50 ou davantage, alternativement longs et courts.

« Sac branchial dépourvu de véritables plis : du côté droit seulement, des côtes longitudinales, rapprochées les unes des autres, font une saillie dans la cavité branchiale, saillie qui constitue une sorte de pli. Le treillis branchial est souvent assez régulier; les côtes longitudinales, ou se bifurquent, ou cessent brusquement; il en est de même pour les côtes transversales. Les côtes longitudinales forment, par leur intersection avec les côtes transversales les mieux développées, des champs rectangulaires, divisés en deux par des côtes transversales plus délicates.

(1) Oversigt over de fra Danmark og dets nordlige Bilande Kjendte. Ascidiæ simplices (*Vidensk. Meddel. fra der naturh. Foren. i Kjobenhavn,* 1879-80). — Kjobenhavn, 1880. Cette publication est écrite en danois. Je dois la traduction, qui figure dans ce texte, à l'obligeance de mon ami, M. CANU, aide-naturaliste à la *Station aquicole* de Boulogne-sur-Mer.

« Raphé dorsal en forme d'un pli lisse et dépourvu de languettes. Il est dirigé de haut en bas et va se perdre, sous forme d'un renflement, sur le côté gauche de l'entrée de l'œsophage.

« Canal digestif situé sur le côté gauche du sac branchial. Orifice œsophagien délimité, à droite et à gauche, par une lèvre saillante. Une légère gouttière dans l'intestin. Anus à bords lisses.

« Organes génitaux : du côté droit du sac branchial se trouve une glande sexuelle impaire, allongée, qui fonctionne comme ovaire dans sa partie axiale et, comme testicule, dans sa partie périphérique ».

Dans sa notice intitulée : *Vestindiske Ascidiæ simplices. Anden Afdeling* (*Molgulidæ og Cynthiadæ*), M. Traustedt (1) a proposé de créer, pour la seule espèce *grossularia*, le genre *Styelopsis*, dont il donne la diagnose suivante :

« Apertura oris et cloacalis in 4 lobos fissæ. Tentacula simplicia. Saccus branchialis 1 plica in latere dextro, nulla in sinistro. Organa genitalia solum in latere dextro adsunt ».

Cette coupe dans le genre *Styela* me paraît rationnelle. Elle a d'ailleurs aussi été admise par W. Herdman, dans sa publication récente : *A revised classification of the Tunicata* (2).

Dans le mémoire que nous avons souvent cité, M. Traustedt s'est occupé de la distribution géographique de l'espèce. Il mentionne qu'elle a été observée sur les côtes danoises, belges et anglaises et qu'on l'a signalée, en outre, aux îles Féroë, en Islande, au Groënland et au Spitzberg.

Dans son rapport sur les Tuniciers dragués par le *Porcupine* et le *Lightning* (3), W. Herdman dit qu'elle a été recueillie : 1° près de Belfast, en 1869, à une profondeur de 70 brasses ; 2° à la station 54 (côtes écossaises, par 59° 56′ lat. N. : 6° 27′ long. W.) du *Porcupine*, à la profondeur de 363 brasses : 3° près de Valence, par le *Lightning*.

(1) *Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjobenhavn*, 1882, p. 131 (p. 56 du tiré à part).

(2) *Linnean Soc. Journal.* Zool., t. XXIII, 5 février 1891, p. 581.

(3) W. Herdman. Report upon Tunicata dredged during the Cruises of H. M. SS. « Porcupine » and « Lightning » in the summers of 1868, 1869 and 1870 (*Transact. of the Royal Soc. of Edinburgh*, t. XXXII, part. II, 1884), p. 223.

D'après le même auteur (1), elle aurait été draguée : à une profondeur de 10 brasses, par l'*Hyœna*, dans le détroit de Menai ; à des profondeurs de 10 à 24 brasses, près de Port-Érin, près de Port St-Mary, sur la côte espagnole ; à l'extrémité méridionale de l'île de Man ; sur la côte septentrionale d'Anglesey et sur des rochers de l'île Puffin.

Comme on le voit, l'aire de distribution de notre espèce est très étendue.

Depuis des années, M. Giard l'a trouvée, en très grande abondance, pendant l'été, à Audresselles, petite localité du Boulonnais, située entre Wimereux et le cap Gris-Nez. Elle y vit à la face inférieure des rochers qui surplombent, et se drague dans le Pas-de-Calais à des profondeurs de 6 à 10 brasses.

Bien qu'elle ait été très souvent observée, cette espèce est bien peu connue encore, même au point de vue de son anatomie pure. Dans les lignes qui précèdent j'ai cherché à établir aussi scrupuleusement que possible ce que les divers auteurs nous ont appris à son sujet.

*
* *

II. Caractères extérieurs.

A. Sur le vivant (2). A Audresselles, *Styelopsis grossularia* vit à la face inférieure de rochers qui surplombent, et toujours à l'abri du large. On la trouve, pendant toute la durée de l'été, en masses agglomérées d'individus de tout âge, constituant un tapis épais d'un gris-rougeâtre.

(1) W. Herdman. Report on the Tunicata of the L. M. B. C. district (*Proc. lit. phil. Soc. Liverpool*, t. XL, Appendix, 1886), p. 302.

W. Herdman. Second report on the Tunicata of the L. M. B. C. district (*Proc. Biol. Soc. Liverpool*, t. III, 1889), p. 253.

(2) Je dois une partie des faits ici consignés, concernant les caractères extérieurs, qu'offre sur le vivant l'espèce qui nous occupe, à des renseignements qu'a bien voulu me communiquer, par lettre, mon ami M. Jules Bonnier, Directeur-adjoint du laboratoire de zoologie maritime de Wimereux. Je le prie de recevoir à ce propos l'expression de ma reconnaissance. J'ajouterai que j'ai eu l'occasion de vérifier par la suite l'absolue exactitude de ces renseignements.

L'Ascidie présente une *coloration* générale d'un rouge-vineux, mêlé d'orangé, plus rouge dans la région des siphons, plus jaunâtre, au contraire, vers la base de fixation.

Elle est très souvent recouverte, en grande partie, par une vase grise, qui la dissimule partiellement et sur laquelle tranchent nettement par leur coloration d'un rouge vif, les petits orifices quadrilatères des deux siphons. Les jeunes individus, longs de 3 à 8 mm., sont généralement d'une couleur rouge plus uniforme et moins chargés de vase.

La surface du corps de l'animal est, de plus, généralement couverte de colonies d'hydrozoaires (Tubularides, Sertularides), de diatomées, de spongiaires de petite taille (notamment *Sycandra compressa*) et de *Pedicellina echinata*.

La *taille* ordinaire des plus grands individus est de 1, 5 à 2, 5 centimètres.

Leur *forme générale* semble varier beaucoup, comme nous le verrons plus loin, en raison, d'une part, de la compression qu'exercent mutuellement les uns sur les autres les individus agglomérés, et, d'autre part, de l'étendue de leur surface de fixation.

Les *siphons* sont très courts : 1 à 2 mm. à peine. Ils sont dirigés de telle sorte qu'ils divergent légèrement en formant un angle aigu : le siphon buccal est faiblement dirigé en avant; le siphon cloacal, plus obliquement en arrière. Quand il est largement ouvert, leur orifice est nettement carré, l'une des diagonales du quadrilatère étant située dans le plan médian du corps.

B. Sur des spécimens, tant adultes que jeunes, conservés dans l'alcool après l'action de l'acide acétique glacial.

Je considère comme adultes les individus dont les produits sexuels sont à maturité. En général, pendant tout l'été, on trouve dans leur chambre incubatrice des œufs fécondés et des embryons à tout état de développement. *En même temps* les ampoules spermatiques sont gorgées de spermatozoïdes mûrs. L'autofécondation est donc possible.

L'action de l'acide acétique a généralement pour effet de contracter fortement les deux siphons qui, chez l'adulte, sont alors à peine indiqués, l'un comme l'autre, par un très léger mamelon, saillant de

0.5 de $^{m}/_{m}$ seulement. Délimité par une légère dépression circulaire, d'environ 2 $^{m}/_{m}$ de diamètre, correspondant à la base du siphon et due à la contraction du muscle sphincter coronal ou circumcloacal (1), ce mamelon présente en son centre une très légère élévation au sommet de laquelle on voit nettement, à la loupe, un orifice punctiforme. Certains spécimens montrent manifestement la forme quadrilatère de cet orifice et sa disposition : comme je l'ai dit, l'une des diagonales de la figure correspond au plan médian du corps, l'autre diagonale étant à peu près perpendiculaire à la première. De plus, on distingue, par transparence, dans l'étendue du mamelon : d'une part, une striation concentrique, due à la contraction des faisceaux musculaires circulaires du siphon, et, d'autre part, une striation radiée, due à la contraction des faisceaux musculaires radiésdu même organe.

L'acide acétique ne dissout nullement le pigment qui détermine la coloration de l'animal. Par contre, l'alcool le dissout complètement mais lentement.

Après l'action de l'alcool, la couche superficielle de l'épiderme (tunique externe des auteurs) (2) affecte une coloration grisâtre, qui, chez l'adulte, est opaque et plus ou moins nacrée, selon que la surface du corps de l'animal est nue ou plus ou moins incrustée de corps étrangers. Elle est fréquemment lisse ou bien présente de très nombreuses petites rides superficielles.

Les plus jeunes Ascidies fixées, mesurant moins de 2 mm. de longueur, après l'action des réactifs dont j'ai fait mention (acide acétique et alcool) sont presque entièrement transparentes, au point qu'on peut aisément, après les avoir isolées, étudier toute leur organisation, sans être obligé de les dépouiller de leur épiderme, surtout si, après les avoir colorées, par le carmin boracique par exemple, on les éclaircit au moyen du toluol.

Ces considérations générales étant connues, j'aborde l'examen de la *forme de l'animal et de son mode de fixation.*

A première vue, il semble que *Styelopsis grossularia* ait une forme très variable ; mais cela dépend exclusivement de son mode de fixation et de la compression qu'exercent mutuellement les uns sur

(1) Voir p. 232.

(2) J'emploierai toujours, dans la suite, la terminologie que j'ai proposée dans mes « Recherches sur l'organisation des Ascidies simples » (*Archives de Biologie*, t. II, 1881).

les autres les divers individus agglomérés d'un même amas. Elle est, en réalité, toujours ellipsoïdale.

Le corps de l'animal présente par conséquent *trois axes* : l'un est *longitudinal* et correspond au grand axe de l'ellipsoïde ; des deux autres, qui correspondent aux deux petits axes de l'ellipsoïde, l'un est *transversal* et l'autre *dorso-ventral*.

L'axe longitudinal, que j'appellerai la *longueur* de l'animal, se trouve dans le plan médian du corps. L'une de ses extrémités, que je dénommerai *antérieure*, répond sensiblement à l'orifice buccal ou, plus exactement, à l'extrémité antérieure de l'endostyle. L'autre extrémité, que j'appellerai *postérieure*, répond assez exactement au fond du sac branchial.

L'axe transversal, que je désignerai sous le nom de *largeur* de l'animal, est la distance comprise entre les deux *faces latérales* du corps.

Enfin, l'axe dorso-ventral, que je désignerai sous le nom de *hauteur* de l'animal, est la distance comprise entre le milieu de ce que je dénommerai la *face dorsale* et le milieu de la *face ventrale* du corps.

Je suppose, par conséquent, l'Ascidie placée de telle sorte que son siphon buccal est situé, à la face dorsale, au voisinage immédiat de l'extrémité antérieure du corps, son siphon cloacal étant placé sur la ligne médio-dorsale, en arrière du siphon buccal. Dans ce cas, comme nous le verrons, l'orifice cloacal siège un peu en avant du milieu de la face dorsale.

Ces indications étaient nécessaires pour permettre au lecteur de comprendre la description que je ferai des divers organes de *Styelopsis grossularia*.

L'organisme peut être fixé, soit sur un corps étranger, soit sur une autre Ascidie, *par une surface plus ou moins étendue*.

Quand il est largement fixé, cette surface, plus ou moins ovalaire, a généralement son grand diamètre parallèle au plan médian du corps ; *elle siège sur la face ventrale de l'animal*, et est à peu près parallèle à la longueur du corps de l'Ascidie, ce qui fait que ce dernier *paraît aplati*.

Dans d'autres cas, très fréquents, la surface de fixation est beaucoup plus restreinte, circulaire ou même à peu près linéaire. Alors, elle siège encore à la face ventrale, mais, le plus souvent, au

voisinage immédiat de l'extrémité postérieure du corps. Il en résulte naturellement que la longueur de l'Ascidie est alors à peu près perpendiculaire à la surface de fixation, ce qui fait que le corps de l'animal *paraît allongé, cylindrique.*

Entre les deux termes extrêmes que je viens d'indiquer, il existe naturellement tous les intermédiaires possibles.

Ce que je viens de dire relativement à la forme du corps et au mode de fixation de l'adulte se présente également pour les individus plus jeunes. Il arrive même souvent, surtout pour les tout jeunes individus, dont la longueur ne dépasse guère un millimètre, que la surface de fixation est si grande relativement à la taille de l'animal, que ce dernier paraît complètement aplati, étalé sur sa face ventrale : dans ce cas, la hauteur de son corps est très minime.

La longueur de l'adulte varie entre 9 et 25 mill. Chez un animal mesurant 19 mill. de longueur, la largeur et la hauteur atteignent, en moyenne, 10 mill. ; l'orifice buccal est situé à environ 2 mill. en arrière de l'extrémité antérieure du corps, sur la face dorsale ; la distance entre l'orifice buccal et l'orifice cloacal est de 5 mill. L'orifice cloacal se trouve donc, sur la ligne médio-dorsale, un peu en avant du milieu de la longueur du corps.

*
* *

III. Anatomie de l'espèce, telle qu'elle résulte surtout de l'examen de dissections faites à l'œil nu ou à la loupe.

1. Coloration (1).

Le 29 septembre 1891, je reçus en Belgique un certain nombre de *Styelopsis grossularia*, qui m'avaient été expédiées, dans des

(1) Ainsi que M. A. Giard l'a signalé dans son article : *Le Laboratoire de Wimereux en 1888. Recherches fauniques* (Bullet. Scient. de la France et de la Belgique. Paris, 1888, t. XIX, p. 496), j'ai très souvent trouvé en abondance, au milieu des touffes de *Styelopsis grossularia*, une superbe planaire, *Stylostomum rusticum* (Giard)

varechs humides, trois jours auparavant, par le laboratoire de zoologie maritime de Wimereux.

Malgré le retard prolongé subi par cet envoi, les Ascidies vivaient encore. Toutefois leurs manifestations vitales se bornaient à ces deux phénomènes, qu'elles montrèrent surtout une couple d'heures après avoir été déposées dans de l'eau de mer bien transparente : d'abord, quand je les excitais à l'aide d'une aiguille, elles se contractaient légèrement : ensuite, quand je les comprimais, de fins jets d'eau de mer étaient projetés par les siphons. Néanmoins aucun individu n'étala nettement ses siphons. Un certain nombre de ces Ascidies renfermaient dans leur chambre incubatrice des embryons à tout état de développement, depuis l'œuf segmenté jusqu'à la larve urodèle. Tous ces embryons et les tissus de l'adulte étaient en très bon état de conservation.

J'ai utilisé ce matériel pour l'étude de la *coloration des divers organes*, tant chez l'Ascidie fixée que chez la larve.

a. Coloration de l'Ascidie fixée. En procédant à des dissections sur le vif, j'ai constaté tout d'abord que la couche superficielle de l'épiderme (tunique externe des auteurs) avec l'épithélium plat sous-jacent (épithélium subtunical), c'est-à-dire l'*épiderme* tout entier, peut se détacher artificiellement du restant de la paroi du corps (*charpente conjonctivo-musculaire* et *épithélium péribranchial*), lorsque l'on procède avec précaution.

Tout l'*épiderme*, ainsi détaché et examiné à l'œil nu ou à la loupe, est d'un gris sale et semi-transparent chez l'adulte, abstraction faite de la vase qui le recouvre et des corps étrangers, animaux ou végétaux, qui sont incrustés soit à sa surface, soit dans son épaisseur.

Il semble absolument dépourvu de pigment, sauf cependant au

qui, par sa coloration, mime notre Ascidie d'une façon étonnante. Quand on a déposé des *Stylopsis* dans un cristallisoir afin de les tenir en vie pour les besoins de l'étude, on ne tarde pas à voir cette planaire nager à la surface de l'eau, ainsi que contre les parois du vase.

Un autre point qui mérite, me semble-t-il, d'être signalé, et dont je me suis assuré après qu'il m'eût été indiqué par mon ami, M. E. Canu, c'est que l'on ne rencontre jamais dans notre Ascidie de Copépode parasite, contrairement à ce qui a lieu pour les autres espèces d'Ascidiens des côtes du Boulonnais.

voisinage des orifices siphonaux, où l'on constate une vive coloration rouge, dont je ferai connaître plus loin la vraie signification.

Toutefois si on examine l'épiderme à l'aide d'un grossissement convenable (obj. D de Zeiss, oc. 4), on constate, au sein de la substance fondamentale, fibrillaire et incolore, de sa couche superficielle, des éléments pigmentés de nature double. Les uns, plus ou moins disséminés, sont de petites algues jaunes-verdâtres, des *Zooxanthelles*, qui, comme on le sait, vivent en symbiose dans presque tous les Tuniciers. Les autres sont des cellules, propres à l'Ascidie, de formes variables et généralement pourvues de prolongements : dans leur protoplasme elles renferment des granulations disséminées d'un pigment rouge (1) et pour la plupart très ténues. Ces cellules pigmentées de rouge, qui présentent les mêmes caractères morphologiques que les cellules mésoblastiques pigmentées si nombreuses ailleurs et notamment dans la charpente conjonctivo-musculaire (2), sont relativement rares dans l'épiderme. En effet, on peut aisément s'assurer que la coloration rouge vive, que j'ai signalée comme caractéristique du voisinage des orifices siphonaux, coloration qui est déterminée également par la présence de très nombreuses cellules pigmentées semblables, siège presque exclusivement dans la charpente conjonctivo-musculaire des siphons et non pas dans leur épiderme. Elle est due à cette circonstance qu'autour des orifices siphonaux il est impossible, en raison même des rapports intimes existant entre l'épiderme superficiel, la tunique réfléchie et la charpente conjonctivo-musculaire des siphons, rapports que je ferai connaître plus loin, il est impossible, dis-je, autour des orifices siphonaux, de détacher l'épiderme sans entraîner en même temps la partie correspondante de la charpente conjonctivo-musculaire.

J'ajouterai que dans la substance fondamentale, incolore, de l'épiderme, indépendamment des cellules pigmentées de rouge, que je viens de signaler, il existe encore d'autres cellules propres à l'Ascidie, mais incolores et aplaties.

(1) Ce pigment est insoluble dans les acides inorganiques dilués, ainsi que dans l'acide acétique glacial. L'alcool le dissout complètement, mais lentement.

(2) Malgré cette identité de leurs caractères morphologiques avec ceux des cellules pigmentées du mésenchyme, je considère pourtant ces cellules pigmentées de l'épiderme comme d'origine épiblastique : elles doivent provenir, comme tous les éléments de l'épiderme, de l'épiblaste larvaire.

Enfin, l'épithélium subtunical est entièrement formé de petites cellules dépourvues de pigment.

La *charpente conjonctivo-musculaire*, sous-jacente à l'épiderme, quand on l'examine à l'œil nu ou au microscope, est d'un beau rouge-orangé vif dans toute son étendue, sans que cette coloration soit pourtant uniforme. C'est elle surtout qui donne à l'animal sa couleur spéciale.

La région avoisinant les siphons est plus rouge que le restant de la charpente et les siphons eux-mêmes se distinguent encore par leur coloration rouge plus vive. Par contre, à l'extrémité opposée du corps, c'est-à-dire dans la région correspondant à peu près au fond du sac branchial, la charpente conjonctivo-musculaire est plus pâle, plus orangée.

Si l'on examine à l'aide d'un grossissement convenable la charpente conjonctivo-musculaire étalée, on constate que sa coloration est due à la présence de fines granulations d'un pigment rouge, définies, disséminées au sein du protoplasme des cellules du mésenchyme. Elle est déterminée, en outre, par l'existence de granulations pigmentaires semblables, très nombreuses et très délicates, à l'intérieur même de toutes les fibres musculaires (1). C'est à cette dernière circonstance, augmentée encore de cet autre fait que les cellules du mésenchyme sont surtout fort abondantes autour des faisceaux musculaires, que j'attribue les différences dans la coloration rouge que j'ai signalées en certains points de la charpente conjonctivo-musculaire. En effet, dans la région des siphons, les faisceaux musculaires sont beaucoup plus nombreux et plus serrés que partout ailleurs ; tandis qu'ils sont plus relativement rares, plus disséminés, à l'extrémité opposée du corps de l'animal.

Enfin, dans la substance fondamentale de la charpente conjonctivo-musculaire, à côté des cellules du mésenchyme pigmentées de rouge, se trouvent encore disséminées ou groupées en amas plus ou moins volumineux, des *Zooxanthelles*.

C'est au mariage de la couleur des Zooxanthelles à celle du pigment rouge des cellules du mésenchyme qu'est due, suivant la

(1) Cette pigmentation des éléments musculaires s'explique aisément si l'on songe que chez les Ascidiens, les cellules musculaires ne sont que des cellules du mésenchyme différenciées.

prédominance de l'une ou de l'autre de ces deux espèces d'éléments, la teinte plus ou moins orangée qu'offre à notre œil l'animal en les divers points de son corps.

Sur la coloration rouge, propre, de la charpente conjonctivo-musculaire, tranchent nettement, à sa face interne, d'une part, les vésicules dermales et, d'autre part, du côté droit, la masse génitale.

Les *vésicules dermales*, examinées à l'œil nu, ont une couleur prédominante jaune-verdâtre, due à cette circonstance qu'elles sont littéralement bourrées de Zooxanthelles.

Dans la *masse génitale*, les ampoules spermatiques tranchent sur la charpente conjonctivo-musculaire sus-jacente par une coloration d'un blanc grisâtre ou d'un blanc laiteux, selon l'état de développement des spermatozoïdes.

D'autre part, les œufs ovariens affectent, selon leur taille, c'est-à-dire selon leur degré de développement, une coloration différente. Les ovules primordiaux les plus jeunes, tout comme les autres cellules épithéliales, sont exempts de pigment : ils sont transparents et incolores, ainsi que l'avait déjà fait remarquer P. J. Van Beneden. Au fur et à mesure qu'ils deviennent plus volumineux, ils prennent successivement une teinte gris-pâle, lilas et ensuite violacée. Puis, ils passent à une teinte orangée et deviennent, enfin, de plus en plus rougeâtres. Au moment où ils se détachent de la paroi de l'ovaire, pour tomber dans sa cavité, ils ont une couleur identique à celle que possède la charpente conjonctivo-musculaire, quand cette dernière est examinée à l'œil nu, chez l'adulte. *Toutefois cette coloration, qui siège dans le vitellus de l'œuf seulement, est* DIFFUSE : *jamais le pigment ne se présente sous la forme de granulations définies, comme c'est toujours le cas dans les cellules du mésenchyme ou dans les cellules musculaires de l'adulte. Il semble, au contraire,* DISSOUS *dans le vitellus.*

Le pigment est donc élaboré dans l'œuf pendant la période d'accroissement de ce dernier dans l'ovaire.

Quant à l'*épithélium péribranchial*, qui tapisse la majeure partie de la face interne de la charpente conjonctivo-musculaire, il est formé de cellules dépourvues de pigment.

La *paroi du sac branchial*, vue à l'œil nu sur le vivant, est d'un rouge orangé très pâle. Si on l'étale et qu'on l'examine à la loupe, on

distingue nettement dans chaque côte transversale de 1er ordre une mince bande rouge.

Si on l'observe à l'aide d'un grossissement convenable, on constate que la coloration de la paroi du sac branchial est due aux mêmes causes qui déterminent la coloration de la charpente conjonctivo-musculaire. Dans les cellules du mésenchyme sont disséminées des granulations, très ténues, de pigment rouge. Les éléments musculaires en renferment aussi un grand nombre et c'est à la présence de muscles relativement épais qu'est due la coloration rouge, que l'on distingue si nettement à la loupe dans les côtes transversales de 1er ordre.

D'autre part, entre les stigmates branchiaux, dans la charpente conjonctive du sac branchial, indépendamment des cellules mésoblastiques pigmentées de rouge, se trouvent de très nombreuses Zooxanthelles.

Quant aux cellules épithéliales qui délimitent les stigmates branchiaux, elles sont incolores, transparentes, chez l'adulte, tandis que dans le jeune âge, c'est-à-dire chez les Styelopsis longues de 1 à 8 mm., elles renferment encore généralement quelques granulations du pigment rouge, très délicates.

Le *tube digestif* affecte aussi, quand on l'examine à l'œil nu, la même coloration rouge-orangée que le sac branchial. Tandis que son épithélium est formé par des cellules incolores, les cellules du mésenchyme, sur lequel il repose, de même que les cellules de mésenchyme des *replis mésentériques*, qui le rattachent à la paroi du corps, sont bourrées de fines granulations du pigment rouge. Entre ces cellules, pigmentées de rouge, il existe, dans ce mésenchyme, des Zooxanthelles plus ou moins abondantes.

Enfin, les acinus terminaux de la *glande intestinale*, qui sont incolores et transparents, renferment pourtant à leur intérieur quelques fines granulations, disséminées, du pigment rouge.

Des faits que je viens de signaler concernant la coloration de l'Ascidie fixée, je crois pouvoir déduire les conclusions suivantes :

1. La coloration propre à *Styelopsis grossularia* est d'un beau rouge : elle prend différents tons d'orangé en certains points du corps en se mariant à la coloration jaune-verdâtre d'algues parasites,

de Zooxanthelles, disséminées en plus ou moins grande abondance dans les différents organes et tissus.

2. Les Zooxanthelles se rencontrent partout dans le mésenchyme ainsi que dans la substance fondamentale, incolore, de la couche superficielle de l'épiderme.

3. La coloration rouge, propre à l'animal, n'est nullement due à l'existence dans les tissus de l'Ascidie, de parasites ou de commensaux pigmentés. Elle est due à la présence de fines granulations, définies, d'un pigment rouge, disséminées au sein du protoplasme des cellules du mésenchyme et des fibres musculaires qui en dérivent. On trouve, en outre, des granulations du même pigment dans certaines cellules, ramifiées, de la couche superficielle de l'épiderme; mais ces cellules sont relativement peu nombreuses.

4. Tous les épitheliums, chez l'adulte, sont formés de cellules dépourvues de pigment. Il en est de même de la couche profonde de l'épiderme, c'est-à-dire de l'épithélium subtunical.

5. La coloration rouge qu'offrent les œufs ovariens les plus volumineux est due au même pigment. Toutefois ce pigment, qui siège dans le vitellus de l'œuf, est absolument diffus et semble dissous dans le vitellus.

6. Enfin, le pigment rouge, propre à l'animal, est élaboré dans l'œuf pendant la période d'accroissement de ce dernier dans l'ovaire.

Le fait que les œufs deviennent pigmentés n'est nullement en opposition avec ce que j'ai dit précédemment concernant l'absence complète de pigment dans les tissus épithéliaux de l'adulte. En effet, l'étude du développement des organes génitaux nous prouve que l'ovaire se forme aux dépens d'un amas de cellules du mésenchyme. C'est ce que j'établirai pour *Styelopsis grossularia* dans le chapitre I de ce mémoire. C'est aussi d'ailleurs ce qui résultait déjà, pour *Perophora Listeri*, *Clavellina Rissoana* et *Ciona intestinalis*, des recherches de M. Ed. Van Beneden (*Zool. Anzeiger*, N° 88, 1881), confirmées et étendues à *Phallusia scabroides* par cet auteur et par moi-même, dans le mémoire que nous avons publié en collaboration sous le titre : « Recherches sur la Morphologie des Tuniciers » (*Archives de Biologie*, 1886).

Dans son *Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée* (*Fragaroïdes aurantiacum* n. sp.), M. Ch. Maurice (1) attribue la coloration de la tunique commune du cormus de cette espèce à l'existence de « *corps arrondis, nettement colorés en jaune de chrome et ne faisant en aucune manière partie de la tunique commune* (2) ». Ces corps, il les considère comme des *Protococcus* parasites, en voie de reproduction. Ces mêmes algues interviendraient, selon M. Maurice, dans la coloration des Ascidiozoïdes de *Fragaroïdes aurantiacum*. Toutefois ici, elles ne détermineraient pas à elles seules la pigmentation, qui serait due aussi, en partie, à l'existence de granulations rouges à l'intérieur des cellules de l'épiderme, ainsi que des épithéliums péribranchial et branchial.

Rien de semblable n'existe chez *Styelopsis grossularia*. Les seules algues que l'on y rencontre, tant dans l'épiderme que dans le mésenchyme, les Zooxanthelles, sont jaunes-verdâtres et leur présence ne fait qu'atténuer la coloration rouge générale de l'Ascidie. Au surplus, ni l'épithélium subtunical ni aucun autre épithélium ne renferme de pigment dans ses éléments cellulaires.

b. Coloration des Œufs segmentés, des Embryons et des Larves. La coloration diffuse de l'œuf ovarien mûr se maintient comme telle pendant tous les stades de la segmentation et du développement jusque chez la larve éclose. Le pigment diffus est répandu dans toutes les cellules de l'embryon et de la larve, *sauf, peut-être, du moins lorsque la larve est arrivée à son complet développement*, dans les cellules de la corde dorsale et dans celles du tube nerveux central. Voici sur quelle observation je fonde cette restriction. Quand on examine, sur le vif, un embryon très avancé ou une larve urodèle, la corde dorsale et le tube nerveux central apparaissent plus pâles que les autres organes. Néanmoins il est très difficile d'affirmer *positivement* que les cellules qui constituent ces organes sont absolument incolores, parce que l'épiderme, dont les éléments cellulaires sont manifestement chargés de pigment diffus, est très

(1) *Archives de Biologie*, 1888

(2) Page 72 du tiré à part.

épais pendant toute la durée du développement, ce qui peut naturellement masquer les caractères réels de la coloration de la corde dorsale et du tube nerveux central qu'il recouvre. D'autre part, le pigment étant soluble dans l'alcool, il n'est pas possible de s'assurer de ce fait sur des embryons ou des larves conservés par les réactifs. J'ajouterai enfin, que la mince couche cellulosique qui revêt déjà la surface de la larve libre et qui est particulièrement développée, dans l'étendue de la queue, sous l'aspect de deux replis, en forme de nageoires, dont l'un médio-ventral et l'autre médio-dorsal, est tout à fait transparente et dépourvue de coloration. Elle ne renferme pas, non plus, d'éléments cellulaires.

Comme nous venons de le voir, il existe une double différence entre la coloration de l'œuf, de l'embryon et de la larve, d'une part, et celle de l'Ascidie fixée, d'autre part. Chez les premiers le pigment est diffus et siège dans tous les tissus, hormis la couche mince de cellulose et peut-être les tissus de la corde dorsale et du tube nerveux central chez la larve libre. Or, chez l'embryon et même chez la larve éclose, il n'existe que relativement peu de mésenchyme ; presque tous les tissus sont épithéliaux. Chez l'Ascidie transformée, au contraire, le pigment propre à l'animal se présente sous la forme de granulations définies qui siègent exclusivement dans les cellules du mésenchyme, très abondantes, et dans les cellules musculaires, qui dérivent du mésenchyme.

A quel moment du développement ou de la vie s'opère ce changement dans la distribution et la concentration du pigment? Je considère comme très probable que c'est au fur et à mesure que le mésenchyme lui-même prend un plus grand développement, c'est-à-dire surtout à partir du moment où la larve urodèle se fixe pour se transformer. Voici sur quelles observations je fonde cette manière de voir.

1. Ayant, à diverses reprises, écrasé par compression modérée et progressive une larve urodèle vivante, d'une coloration rouge normale et, en apparence, entièrement diffuse, l'épiderme s'est rompu en certains points et il s'est échappé par ces fissures des cellules du mésenchyme arrondies, très faciles à distinguer. *Or, ces cellules renfermaient déjà des granulations, très ténues, du pigment.* Sur la larve intacte, ces cellules du mésenchyme ne

pouvaient se distinguer par transparence, à cause de l'épaisseur de l'épiderme, dont les éléments étaient colorés par le pigment diffus, et, en outre, en raison des plicatures longitudinales que présente normalement l'épiderme dans la majeure partie de la surface du tronc de la larve.

2. Dans la chambre incubatrice d'un exemplaire vivant de *Styelopsis grossularia*, adulte et normal, je trouvai deux larves transformées, qui, au lieu de sortir du cloaque après leur éclosion, s'étaient fixées sur des trabécules de la chambre incubatrice et y avaient subi leurs premières transformations : leur queue notamment s'était atrophiée, leurs premiers stigmates branchiaux avaient apparu, leur épithélium subtunical s'était notablement aminci et, enfin, leur mésenchyme s'était considérablement développé.

Je les examinai par transparence, sur le vif, et constatai que l'épithélium subtunical et l'épithélium du tube digestif étaient presque entièrement incolores, en même temps que la plupart des cellules du mésenchyme contenaient, comme chez l'adulte, de fines granulations du pigment rouge.

J'observai, en outre, dans la couche cellulosique, représentant la substance fondamentale de la couche superficielle de l'épiderme, quelques éléments cellulaires disséminés : les uns montraient dans leur protoplasme des granulations du pigment rouge : les autres étaient dépourvus de pigment.

Par quel processus les cellules du mésenchyme fixent-elles le pigment, primitivement diffus et répandu surtout dans les tissus épithéliaux de l'embryon et de la larve? C'est ce que j'ignore. Mais les choses se passent comme si ces cellules absorbaient ce pigment diffus des tissus épithéliaux de l'embryon, progressivement au fur et à mesure qu'elles deviennent plus nombreuses. Déjà vers la fin de la vie larvaire, les cellules du mésenchyme se chargent de granulations pigmentées, qu'elles ont très probablement puisées dans les éléments épithéliaux de la corde dorsale et du tube nerveux central. Plus tard, après la fixation de la larve, tous les tissus épithéliaux se décolorent en même temps que le mésenchyme devient plus abondant et finalement le pigment diffus, qui a été élaboré dans l'œuf ovarien et qui s'était ensuite réparti dans tous les tissus de l'embryon, se trouve fixé, à l'état de granulations défi-

nies, de même couleur, presque exclusivement dans le mésenchyme et dans le tissu musculaire qui en dérive.

J'ajouterai, enfin, que j'ai trouvé, chez des larves urodèles vivantes, parmi les cellules du mésenchyme, çà et là, mais toujours en très petit nombre, des Zooxanthelles jaunes-verdâtres. Il me paraît probable que ces petites algues ou leurs germes pénètrent chez la larve ou chez l'Ascidie par le tube digestif pour s'engager ensuite dans le mésenchyme *en passant entre les cellules de l'épithélium du tube digestif*. Voici sur quelle observation je fonde cette hypothèse, de pure analogie.

Si l'on étudie sur des coupes très fines le tube digestif de notre Ascidie, à divers âges de la vie, on constate, sur presque tous les individus dont la longueur du corps dépasse 3^{mm}, dans la partie initiale de l'intestin, en continuité avec l'estomac, la présence de très nombreuses grégarines, longues d'environ 3 à 4 centièmes de millimètre. Ces protozoaires bourrent littéralement cette région du tube digestif. Or, à deux reprises différentes, j'ai pu voir, de la façon la plus manifeste, que ces organismes traversent l'épithélium intestinal, en s'engageant entre ses cellules, et pénètrent dans le mésenchyme sous-jacent. Si ces organismes, beaucoup plus volumineux que les Zooxanthelles, peuvent accomplir cette migration, je ne vois pas quelle difficulté il y aurait à admettre que les Zooxanthelles suivent la même voie pour pénétrer dans le mésenchyme. Je me hâte cependant d'ajouter que cette opinion n'est qu'hypothétique, que je ne la base que sur une analogie, et que je n'ai pas eu l'occasion de la vérifier *effectivement*.

Des faits que je viens d'exposer concernant la coloration des œufs, des embryons et des larves, je crois pouvoir déduire les conclusions suivantes :

1. La coloration rouge, diffuse, de l'œuf ovarien mûr se maintient, comme telle, dans tous les épithéliums, pendant tous les stades de la segmentation et du développement, jusque chez la larve urodèle libre ; elle ne fait défaut, chez cette dernière, que dans la couche superficielle (cellulosique) de l'épiderme.

2. Le pigment rouge diffus, qui imprègne toutes les cellules épi-

théliales de l'embryon, semble absorbé progressivement par les cellules du mésenchyme, au fur et à mesure que ces dernières deviennent plus abondantes. Il se fixe alors dans ces cellules sous forme de granulations définies, en même temps que les épithéliums se décolorent. Chez l'Ascidie, tout au début de la période de fixation, il existe cependant encore du pigment dans certains épithéliums ; de plus, une partie des éléments cellulaires de la couche superficielle (cellulosique) de l'épiderme, contiennent aussi déjà des granulations pigmentaires rouges, comme cela existe pendant tout le restant de la vie.

3. Je considère comme très probable que les Zooxanthelles ou leurs germes pénètrent, chez la larve ou chez l'Ascidie fixée, par le tube digestif, pour s'engager ensuite dans le mésenchyme en pénétrant entre les cellules de l'épithélium du tube digestif.

2. Paroi du corps et Siphons.

La paroi du corps se compose de l'*épiderme* et de la *charpente conjonctivo-musculaire*.

L'*épiderme* lui-même comprend une *couche superficielle*, plus ou moins épaisse, formant ce qu'on appelle communément la « tunique externe », et une *couche profonde, l'épithélium subtunical* (1).

Dans la couche superficielle, qui présente les caractères extérieurs que j'ai décrits plus haut, on trouve, plus ou moins profondément engagées, les ramifications radiciformes de diverses espèces d'hydrozoaires, qui vivent à la surface de l'Ascidie, en compagnie de spongiaires de petite taille, de pédicellines et, parfois, de diatomées.

L'épiderme est mince, mais résistant et fortement adhérent à la charpente conjonctivo-musculaire sous-jacente. Néanmoins, en s'entourant de certaines précautions, il est possible de l'en détacher complètement, sauf au niveau des orifices des siphons : nous verrons tantôt pourquoi. On constate alors que sa face profonde est lisse et d'un aspect nacré.

(1) Ch. Julin, Recherches sur l'organisation des Ascidies simples (*Arch. de Biologie*, t. II, 1881).

Au niveau des orifices des siphons, il se continue avec la tunique réfléchie (DE LACAZE-DUTHIERS) de ces derniers, dont nous examinerons la disposition quand nous étudierons les siphons.

La *charpente conjonctivo-musculaire* présente, chez l'adulte, très sensiblement la même épaisseur dans toute son étendue : elle atteint, en moyenne, 0,4 de mill. Cependant elle est un peu plus délicate à l'extrémité postérieure du corps, ou plus exactement dans l'étendue de la chambre incubatrice. Elle est, au contraire, beaucoup plus puissante dans l'étendue de la masse génitale et du cœur, ainsi que dans l'étendue du ganglion nerveux et de la glande hypophysaire, ce qui est dû à la présence de ces organes dans son épaisseur

Outre la tunique musculaire, elle renferme le cœur et la masse génitale dans l'épaisseur de sa paroi latérale droite, ainsi que le ganglion nerveux et la glande hypophysaire, sur la ligne médio-dorsale, entre la base du siphon buccal et celle du siphon cloacal.

Je ne m'occuperai pour le moment que de la tunique musculaire.

La *tunique musculaire*, dans la majeure partie de la paroi du corps, occupe environ la moitié superficielle de l'épaisseur de la charpente conjonctivo-musculaire. Elle est plus mince cependant au niveau de la masse génitale ; tandis que, dans l'étendue des siphons buccal et cloacal elle est très épaisse et représente, pour ainsi dire, à elle seule, toute la charpente conjonctivo-musculaire de ces organes.

Elle se constitue essentiellement de deux couches : 1° *une couche de fibres musculaires longitudinales*, et 2° *une couche de fibres musculaires transversales ou circulaires.*

La couche des fibres longitudinales est *interne* ou profonde, par rapport à la couche des fibres transversales. Mince, et formée par des éléments isolés et disséminés, à l'extrémité postérieure du corps, ainsi qu'au niveau de la masse génitale, elle est, au contraire, bien développée, et ses éléments sont groupés en faisceaux souvent épais, dans le restant de l'étendue du corps.

Dans la paroi des siphons, ses faisceaux sont disposés radiairement par rapport aux orifices buccal et cloacal. Dans le siphon buccal elle est bien développée dans la zone périphérique, comprise entre le cercle coronal et le rebord circumbuccal (1) ; elle devient, au

(1) Pour ces dénominations, voir p. 234.

contraire, beaucoup plus mince dans la zone centrale, comprise entre le rebord circumbuccal et l'orifice buccal.

De même dans le siphon cloacal, elle est bien développée dans la zone périphérique, comprise entre le cercle circumcloacal (1) et le rebord circumcloacal (1) ; tandis qu'elle s'amincit beaucoup dans la zone centrale, comprise entre le rebord circumcloacal et l'orifice cloacal.

La couche des fibres musculaires transversales offre, en quelque sorte, un développement inverse. Elle est bien développée dans la partie postérieure de la paroi du corps, tandis qu'elle devient relativement plus mince, en même temps que ses éléments sont plus disséminés, au voisinage de la base des siphons.

Dans la paroi des siphons ses faisceaux sont disposés circulairement. Dans le siphon buccal, ils sont surtout très développés et très puissants dans la zone centrale ; tandis qu'ils sont moins développés dans la zone périphérique, excepté toutefois le long du cercle coronal lui-même, où un fort faisceau, distinct, de fibres circulaires, constitue un véritable *sphincter coronal*. Dans le siphon cloacal, la couche des fibres circulaires est, de même, très puissante dans la zone centrale ; elle est, au contraire, notablement plus mince dans la zone périphérique, excepté toutefois le long du cercle tentaculaire circumcloacal, où un faisceau, assez puissant et distinct, de fibres circulaires, forme un véritable *sphincter circumcloacal*.

Enfin, *dans la paroi des deux siphons seulement*, on observe, en outre, *une couche externe de fibres musculaires longitudinales* très délicate et dont les éléments ne se groupent guère en faisceaux, mais restent plutôt disséminés, isolés et souvent enchevêtrés entre les faisceaux les plus superficiels de la couche des fibres circulaires.

Il résulte de là que dans la paroi des siphons on peut distinguer trois couches musculaires : 1° une couche nterne de fibres longitudinales ou radiées, surtout développée dans la zone périphérique du siphon ; 2° une couche moyenne de fibres transverses ou circulaires, surtout puissante dans la zone centrale du siphon, et 3° une couche externe, très mince, de fibres longitudinales ou radiées.

Cette disposition des fibres de la tunique musculaire chez *Styelopsis grossularia*, est, comme on le voit, inverse de la disposition

(1) Pour ces dénominations, voir p. 236.

décrite par W. Herdman (1) comme la plus typique dans la famille des Cynthiadées. En effet, d'après le savant ascidiologue anglais, chez la plupart des Cynthiadées la couche des fibres longitudinales est externe et la couche des fibres circulaires, interne. Toutefois, d'après le même auteur, chez *Polycarpa varians* et *Styela canopus*, il existerait, en outre, une troisième couche, interne, de fibres musculaires longitudinales. C'est cette même disposition qui se retrouve réalisée, mais dans l'étendue des siphons seulement, chez notre espèce.

Pour Roule (2), chez les Cynthies les faisceaux de la tunique musculaire seraient « entrecroisés en sens divers et forment un réseau assez complexe, où il est possible cependant de reconnaître quelques directions principales ». D'après le même auteur, chez *Cynthia papillosa* les faisceaux longitudinaux sont externes par rapport aux faisceaux transverses. Je ne veux pas nier qu'il en soit effectivement ainsi chez l'espèce en question ; mais je ne parviens plus à comprendre la description de Roule lorsqu'il dit plus loin (p. 16) que ce sont les faisceaux transverses qui, dans l'étendue des siphons, deviennent radiés. Est-ce une erreur de plume ou bien l'auteur n'aurait-t-il étudié ce point, comme tant d'autres d'ailleurs, que trop à la légère ?

Avant d'examiner certains organes qui se rattachent à la paroi du corps, il est indispensable que je décrive les caractères anatomiques des deux siphons.

Sous le nom de *Siphon buccal* je désigne, avec la plupart des auteurs, cette partie de l'entrée du sac branchial comprise entre l'orifice buccal et le cercle tentaculaire coronal. Le *Siphon cloacal* est cette partie de la cavité péribranchiale qui avoisine l'orifice cloacal et qui, sur le vivant, fait saillie à l'extérieur : chez notre espèce il est compris entre l'orifice cloacal et un *cercle tentaculaire circumcloacal*.

Si l'on examine par sa face interne la paroi du siphon buccal ouvert et étalé, après l'avoir au préalable coloré par le carmin boracique et éclairci dans le toluol, on constate que vers le milieu de

(1) Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. *Challenger*, etc. Ascidiæ simplices, 1882, p. 30.

(2) Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (*Annales des Sc. nat. Zool.*, 1885), p. 15.

son étendue, c'est-à-dire à peu près à mi-distance entre la lèvre de l'orifice buccal et le cercle coronal, il apparaît manifestement une ligne ondulée, circulaire, parallèle au cercle coronal et proéminant dans la cavité du siphon. Je la désignerai sous le nom de *rebord circumbuccal*. D'autre part, un léger repli, accentué encore par la présence du sphincter coronal, dont j'ai parlé plus haut, réunit la base des divers tentacules du cercle coronal.

Dans la zone comprise entre la lèvre de l'orifice buccal et le rebord circumbuccal, on observe des plicatures ondulées, circulaires et longitudinales ou mieux radiées. Au contraire, la zone comprise entre le rebord circumbuccal et le cercle coronal est généralement lisse, dépourvue de plicatures semblables. *Ces particularités sont la conséquence de la disposition de la tunique réfléchie.*

Examinons cette dernière. Pour cela il faut avoir recours à des coupes intéressant le siphon dans sa longueur.

Partant de la lèvre de l'orifice buccal, où il se continue à la surface du corps, avec la couche profonde de l'épiderme, l'épithélium subtunical s'engage à l'intérieur de la paroi du siphon jusqu'au sphincter coronal, c'est à-dire juste en deçà du cercle coronal ; puis, il se réfléchit sur lui-même jusqu'à mi-distance du cercle coronal et de la lèvre de l'orifice buccal, c'est-à-dire jusqu'au rebord circumbuccal. Là il se continue avec l'épithélium qui délimite immédiatement la cavité du siphon depuis le rebord circumbuccal jusqu'au cercle coronal. Il en résulte que le rebord circumbuccal sert de limite entre une zone centrale et une zone périphérique de la paroi du siphon (1).

La *zone centrale* est circulaire et comprise entre l'orifice buccal et le rebord circumbuccal. La *zone périphérique* est annulaire et comprise entre le rebord circumbuccal et le cercle coronal.

Dans la zone centrale la cavité du siphon n'est pas délimitée immédiatement par un épithélium, mais directement par le prolongement de la couche superficielle de l'épiderme, c'est-à-dire de la tunique externe des auteurs, laquelle ne s'y trouve nullement couverte par des corps étrangers, comme c'est le cas à la surface du corps. Les plicatures que l'on observe dans cette zone siègent dans ce prolonge-

(1) J'emploie les qualificatifs « central » et « périphérique » par rapport à l'orifice siphonal, que je considère comme occupant le point central du siphon.

ment intrasiphonal de la couche superficielle de l'épiderme : elles sont dues à la contraction des faisceaux circulaires et radiés de la tunique musculaire du siphon.

Dans la zone périphérique, il existe, entre les deux feuillets du repli intrasiphonal formé, comme je l'ai dit, par l'épithélium subtunical, et intimement unie avec eux, une mince couche épidermique, qui est généralement lisse, et qui présente la même texture que le prolongement intrasiphonal plicaturé de la couche superficielle de l'épiderme de la zone centrale, avec lequel elle est en continuité.

De cette disposition, il résulte que la subdivision de la paroi du siphon en une zone centrale et en une zone périphérique est due aux rapports différents qu'affecte, dans chacune d'elles, la tunique réfléchie.

Dans la zone centrale la paroi du siphon est constituée, en allant de dedans en dehors, par : 1° le prolongement intrasiphonal de la couche superficielle de l'épiderme, qui délimite immédiatement la cavité du siphon dans cette région ; 2° le prolongement intrasiphonal de l'épithélium subtunical (ces deux premières couches constituant la zone centrale de la tunique réfléchie) ; 3° la charpente conjonctivo-musculaire, formée presque exclusivement par la tunique musculaire : 4° la couche profonde de l'épiderme (épithélium subtunical) ; 5° enfin, la couche superficielle de l'épiderme.

Dans la zone périphérique la paroi du siphon est constituée, en allant de dedans en dehors, par : 1° l'épithélium qui délimite immédiatement la cavité du siphon dans cette région ; 2° le feuillet profond du repli formé par le prolongement intrasiphonal de l'épithélium subtunical ; 3° le prolongement intrasiphonal de la couche superficielle de l'épiderme ; 4° le feuillet superficiel du repli formé par le prolongement intrasiphonal de l'épithélium subtunical (ces quatre premières couches, constituant la zone périphérique de la tunique réfléchie) ; 5° la charpente conjonctivo-musculaire, formée presque exclusivement par la tunique musculaire ; 6° la couche profonde de l'épiderme (épithélium subtunical) ; 7° enfin, la couche superficielle de l'épiderme.

Ces dispositions ne sont nullement artificielles et dues au mode de conservation des Ascidies. En effet, parmi les nombreux individus que j'ai étudiés, j'ai eu l'occasion d'en rencontrer un, long de 5,5 mm., qui avait été fixé par les réactifs avec ses siphons étalés

dans leur position naturelle et nullement contractés. Or, chez cet individu, la paroi des siphons présentait absolument la même constitution et la même texture que chez les autres spécimens, morts avec les siphons rétractés, avec cette seule différence pourtant que dans la zone centrale on ne distinguait pas de plicatures de la tunique réfléchie.

La paroi du siphon cloacal présente des caractères et une structure en tous points identiques.

Au rebord circumbuccal correspond, à la face interne de la paroi du siphon cloacal, un *rebord circumcloacal* ; *au cercle coronal du siphon buccal correspond un cercle de tentacules, que je propose de désigner sous le nom de cercle tentaculaire circumcloacal ou atrial.* Enfin, la portion réfléchie de l'épiderme (tunique réfléchie), tant en ce qui concerne sa couche superficielle que sa couche profonde (épithélium subtunical) se comporte absolument de la même manière que dans la paroi du siphon buccal. Il y a aussi lieu de distinguer à la paroi du siphon cloacal :

1° Une *zone centrale,* comprise entre la lèvre de l'orifice cloacal et le rebord circumcloacal et dont la structure est identique à celle de la zone centrale de la paroi du siphon buccal ; 2° une *zone périphérique*, comprise entre le rebord circumcloacal et le cercle tentaculaire circumcloacal, et dont la structure est identique à celle de a zone de même nom de la paroi du siphon buccal, avec cette seule différence que l'épithélium qui en constitue la couche la plus interne, au lieu d'être en continuité avec l'épithélium de la cavité branchiale (zone prébranchiale), est un prolongement de l'épithélium péribranchial.

Le *cercle coronal* comprend 30 à 40 tentacules simples, de trois longueurs différentes, alternant irrégulièrement et dont les bases, souvent réunies par un très léger repli saillant dans la cavité du siphon, s'insèrent suivant un cercle situé immédiatement au delà du sphincter coronal. Le nombre de ces tentacules coronaux n'est nullement en rapport avec la taille de l'Ascidie, ainsi que le montre le tableau qui va suivre.

Le *cercle circumcloacal ou atrial* comprend, chez l'adulte, de 35 à 50 tentacules simples, assez courts, cylindriques, égaux, et dont les bases sont réunies par un léger repli circulaire, saillant

dans la cavité du siphon et situé immédiatement au delà du sphincter circumcloacal ou atrial.

Le tableau suivant montre : 1° que le nombre de ces tentacules n'est pas en relation avec la taille de l'animal : 2° que, bien que généralement un peu plus élevé que le nombre des tentacules coronaux portés par le même animal, le nombre des tentacules circumcloacaux n'est cependant pas en rapport constant avec lui.

Longueur de l'animal.	Nombre des tentacules coronaux.	Nombre des tentacules atriaux.
19 m/m	32	36
19 m/m	36	50
19 m/m	38	52
15 m/m	42	40
14 m/m	36	36
14 m/m	38	38
14 m/m	40	46
14 m/m	35	42
11 m/m	30	34
9 m/m	34	36
5 m/m	34	18

J'ajouterai que le cercle circumcloacal se forme relativement tard. C'est ainsi que chez un jeune individu, long de 0,85 de mm., et dont le cercle coronal est déjà constitué par 12 tentacules de trois longueurs alternant régulièrement, il n'y a encore aucune trace de tentacules circumcloacaux.

L'existence d'une couronne de tentacules circumcloacaux n'a jamais, à ma connaissance du moins, été signalée chez aucune espèce d'Ascidien simple ou composé. Cependant Herdman (1) dit qu'à la base du siphon cloacal il existe, chez certaines espèces « a partial diaphragm..... but there is no tentacular circlet ».

Endocarpes ou vésicules dermales. La face interne de la paroi du corps présente, dans l'étendue de la cavité péribranchiale, des saillies très irrégulières, plus ou moins volumineuses, proéminant dans cette cavité. Ce sont les endocarpes ou vésicules dermales.

(1) Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. *Challenger*, etc. Ascidiæ simplices, 1882, page 39.

Chez l'adulte elles flottent librement dans la cavité péribranchiale, tandis que chez les tout jeunes individus j'en ai fréquemment vu qui établissaient une véritable union entre la charpente conjonctivo-musculaire et la paroi du sac branchial, avec laquelle elles étaient soudées.

Ce sont des dépendances de la couche profonde, dépourvue de faisceaux musculaires, de la charpente conjonctivo-musculaire. Elles sont tapissées à leur surface par l'épithélium péribranchial, tout comme le restant de l'étendue de la face interne de la charpente conjonctivo-musculaire, là où celle-ci circonscrit la cavité péribranchiale.

Ces organes sont disséminés sans ordre apparent ; ils sont pourtant tout particulièrement nombreux le long des deux bords latéraux de la masse génitale, et font généralement défaut dans l'étendue de la chambre incubatrice, chez l'adulte.

Les vésicules dermales apparaissent à une période très reculée du développement post-embryonnaire et les premiers qui se forment se montrent toujours au voisinage immédiat de l'ébauche génitale, ainsi qu'au voisinage de l'endostyle.

Je démontrerai dans la suite de ce mémoire que ce sont des organes vasculaires. Ils ne sont nullement homologues des glandes sexuelles, ainsi que Roule (1) l'a prétendu.

Dans l'épaisseur de la charpente conjonctivo-musculaire se trouvent logés : le ganglion nerveux et les origines des nerfs qui en émanent, la glande hypophysaire, la masse génitale et le cœur.

3. Ganglion nerveux, Troncs nerveux principaux et Glande hypophysaire.

Le ganglion nerveux est situé sur la ligne médio-dorsale, dans la région intersiphonale. Il est très allongé, à peu près cylindrique.

(1) Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (*Ann. des Sc. nat.* Zoologie, 1885).

Son extrémité antérieure se projette sur la zone prébranchiale au niveau de l'orifice de l'entonnoir vibratile. Son extrémité postérieure est située à la voûte du cloaque, à une très courte distance en avant du cercle tentaculaire circumcloacal. De son extrémité antérieure part latéralement une paire de faisceaux nerveux (*nerfs antérieurs* ou *buccaux*), symétriquement disposés par rapport au plan médian du corps : ils vont se ramifier dans la paroi du siphon buccal. Deux nerfs semblables (*nerfs postérieurs* ou *cloacaux*) partent de l'extrémité postérieure du ganglion et se distribuent dans la paroi du siphon cloacal.

Ces particularités peuvent très bien s'observer sur une dissection d'ensemble, après coloration par les substances carminées et éclaircissement dans le toluol par exemple. Mais une semblable préparation ne permet nullement de distinguer le *cordon nerveux viscéral*. Ce cordon existe cependant. Sur des coupes transversales en série, on constate que, vers le milieu de sa longueur, le ganglion émet, par sa face inférieure ou ventrale, un faisceau nerveux médian, qui s'engage dans l'épaisseur du septum médio-dorsal antérieur, à l'extrémité postérieure de ce dernier. De là il se dirige, sur la ligne médiane, à la voûte du sac branchial, le long du raphé dorsal jusqu'au niveau de l'anus. Dans la majeure partie de ce trajet, il est en rapports immédiats avec un cordon cellulaire, très grêle, dont je parlerai plus loin. Arrivé au niveau de l'anus, le cordon nerveux viscéral se divise en un faisceau superficiel et en un faisceau profond. Le *faisceau profond* ou *branchial* se poursuit à la voûte du sac branchial, sur la ligne médiane jusqu'au voisinage de l'entrée de l'œsophage. Le *faisceau superficiel* ou *intestinal*, au niveau de l'anus, passe dans le mésentère et longe l'intestin.

Chez *Styelopsis grossularia* il existe donc : une paire de nerfs antérieurs, une paire de nerfs postérieurs et un cordon nerveux viscéral. Ce dernier, après un certain trajet, se divise en une branche profonde ou branchiale et en une branche superficielle ou intestinale.

Le *tubercule hypophysaire* (1) fait saillie sur la ligne médio-dorsale, dans la zone prébranchiale, en avant de l'angle formé par

(1) Ch. Julin, Recherches sur l'organisation des Ascidies simples (*Arch. de Biologie*, t. II, 1881).

les deux moitiés latérales de la gouttière péricoronale, c'est-à-dire en avant de l'extrémité antérieure du raphé dorsal.

L'*entonnoir vibratile* a la forme d'un fer à cheval largement ouvert et à concavité gauche : sa cavité est fortement aplatie transversalement.

Il est appliqué contre la face latérale droite du ganglion nerveux.

Par son sommet il se continue avec le canal excréteur de la glande hypophysaire, lequel est aussi aplati et appliqué contre la face latérale droite du ganglion, mais au voisinage de la face dorsale de ce dernier.

La *glande hypophysaire,* qui dépend de la paroi du canal excréteur dirigée vers la surface du corps, est très lobulée, très déchiquetée sur ses bords. En général, elle n'est en rapport qu'avec la face dorsale et la face latérale droite du ganglion et se trouve en majeure partie au-dessus de ce dernier. Elle ne le déborde donc alors qu'à droite. Cependant, chez certains individus, elle est, en outre, en rapport avec la face latérale gauche du ganglion, qu'elle déborde, par conséquent, à gauche également.

Le canal excréteur ne cesse nullement à l'extrémité postérieure de la glande. C'est ce dont on peut s'assurer sur des coupes en série. Il se prolonge plus loin en arrière, contourne de nouveau la face latérale droite du ganglion de haut en bas et souvent, en même temps, d'arrière en avant. Puis, fortement rétréci, il vient s'appliquer à droite du cordon nerveux viscéral, à la naissance de ce dernier.

J'ai dit plus haut qu'à partir du point où le cordon nerveux viscéral s'engage dans le septum médio-dorsal antérieur, cet organe est en rapports immédiats, sur un certain trajet, avec un cordon cellulaire plein, mais très grêle.

Ce cordon, dont les éléments ressemblent étonnamment à des cellules ganglionnaires, est accolé à droite contre le nerf viscéral, tout comme l'était l'extrémité postérieure du canal excréteur de la glande, à la naissance du nerf viscéral. Il est très probablement ganglionnaire et je le considère comme homologue de la portion ganglionnaire du cordon nerveux viscéral, que M. Ed. van Beneden et moi, nous avons décrit chez *Molgula ampulloides* (1). Contraire-

(1) Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles (*Bullet. Acad. de Belgique*, 3e série, t. VIII, n° 7, 1884, et *Arch. de Biol.*, t. V, 1884).

ment à ce qui existe chez la Molgule, où ce cordon est tout entier en continuité avec le ganglion nerveux, chez *Styelopsis grossularia*, la partie cellulaire *semble* être un prolongement de l'extrémité postérieure du canal excréteur de la glande hypophysaire. Je me hâte d'ajouter cependant qu'il est très difficile, chez notre espèce, en raison de la gracilité de ce cordon, d'affirmer qu'il en est effectivement ainsi, surtout si je m'en réfère à ce qui existe chez la Molgule, où cet organe est beaucoup plus développé et, par conséquent, plus facile à suivre sur des coupes en série. Pour le moment je laisserai donc ouverte cette question.

J'ajouterai que le nerf viscéral est accompagné, en outre, chez *Styelopsis grossularia*, d'un faisceau musculaire longitudinal.

4. Masse génitale.

Chez l'adulte, la masse génitale est allongée, opaque, large en moyenne de 1,5 mill., longue de 7 à 10 mill. Elle proémine dans la moitié droite de la cavité péribranchiale, le long du septum médio-ventral et à peu près parallèlement à lui. Elle est logée dans l'épaisseur de la charpente conjonctivo-musculaire. Son extrémité antérieure, élargie, siège vers le milieu de la longueur du corps de l'animal ; son extrémité postérieure, plus rétrécie, correspond par sa situation à l'extrémité postérieure du corps.

La masse génitale se compose d'un ovaire et d'un testicule multilobé.

L'*ovaire* est un tube creux, étendu dans toute la longueur de la masse génitale et fermé à son extrémité antérieure. Par son extrémité postérieure il s'ouvre, en un large orifice, au fond de la chambre incubatrice, à l'extrémité postérieure du corps de l'animal, immédiatement à droite du septum médio-dorsal postérieur, au point où ce dernier se continue avec le septum médio-ventral.

La cavité de l'ovaire est aplatie de telle sorte que l'organe présente une paroi superficielle, une paroi profonde et deux bords latéraux. En lui-même l'ovaire est symétrique, en ce sens que sa paroi épithéliale profonde est formée, le long des deux bords latéraux, par l'épithélium germinatif. L'épithélium germinatif est donc

double. Or, je démontrerai pour *Styelopsis grossularia*, comme M. Ed. van Beneden et moi l'avons fait voir pour d'autres espèces d'Ascidies simples et sociales (1), que la cavité du tube ovarien représente effectivement une partie du cœlome. Nous pourrions dire, par conséquent, que l'ovaire est double.

Les œufs ovariens, jusqu'au moment de leur maturation, sont rattachés à l'épithélium de la paroi profonde de l'organe par de courts pédicules cellulaires en continuité avec leur épithélium folliculaire. Ils sont logés dans le tissu conjonctif sous-jacent, et c'est surtout à leur présence qu'est due la saillie que fait la masse génitale dans la cavité péribranchiale. Arrivés à maturité, les œufs tombent dans la cavité de l'ovaire et, de là, ils sont éliminés dans la chambre incubatrice.

Le *testicule*, chez l'adulte, est une glande formée par un petit nombre de lobes *distincts* d'étendue variable, qui s'ouvrent isolément, par un orifice, dans la cavité péribranchiale. Si je dis qu'il n'y a qu'un testicule, c'est en raison du mode de développement de l'organe. Son ébauche est, en effet, unique et le nombre des lobes dont il est formé aux diverses phases de son ontogénèse va en augmentant progressivement. Je donnerai à cet égard de nombreux détails dans le chapitre premier de ce mémoire.

Par l'orifice excréteur, cilié, s'ouvre dans la cavité péribranchiale le canal excréteur principal du lobe correspondant du testicule. Ce canal excréteur principal se continue latéralement avec des canalicules excréteurs, plus grêles, de second ordre. Chaque canalicule de second ordre, enfin, se renfle à son extrémité libre en une ampoule spermatique (spermosac de P. J. van Beneden), où se forment les spermatozoïdes. Chez l'adulte, les ampoules spermatiques sont généralement situées superficiellement par rapport à l'ovaire ; ce qui fait qu'à première vue le testicule paraît être plus superficiel que l'ovaire. L'étude du développement de l'organe nous démontre le contraire et, chez l'adulte, la preuve de sa situation profonde nous est encore fournie par la position qu'occupent les orifices excréteurs ciliés et les canaux excréteurs principaux ainsi que par le trajet des canalicules excréteurs de second ordre.

(1) Ed. van Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. *Arch. de Biologie*, Gand, 1886.

Les orifices excréteurs siègent, en effet, au-dessous de la paroi profonde du tube ovarien, dans l'épithélium péribranchial; les canaux excréteurs principaux sont logés dans le tissu conjonctif interposé entre la paroi profonde du tube ovarien et l'épithélium péribranchial. Enfin, les canalicules excréteurs de second ordre contournent, chez l'adulte, la paroi profonde, puis le bord latéral correspondant du tube ovarien pour se continuer, en dernière analyse, avec les ampoules spermatiques, qui sont logées dans le tissu conjonctif sus-jacent au tube ovarien.

Il est bien entendu que pour se rendre compte de la plupart des dispositions que je viens de décrire, il faut avoir recours à des coupes en série.

Je démontrerai dans le chapitre I de ce mémoire : 1° que l'ensemble des canaux excréteurs principaux du testicule est l'homologue de la cavité de l'ovaire et représente, comme elle, une partie du cœlome de l'animal ; 2° que les orifices excréteurs sont des formations secondaires, en rapport avec la division du testicule unique en plusieurs lobes distincts ; 3° que chaque canalicule excréteur de second ordre est l'homologue du pédicule cellulaire qui rattache l'épithélium folliculaire de l'œuf ovarien à la paroi profonde de l'ovaire ; 4° que la paroi épithéliale, très aplatie, de chaque ampoule spermatique, paroi qui est en continuité avec celle d'un canalicule excréteur de second ordre, est l'homologue de l'épithélium folliculaire primitif du jeune œuf ovarien ; 5° que tous les spermatozoïdes qui se développent dans une même ampoule spermatique dérivent généralement d'une seule *cellule spermatique primordiale*, homologue à un *ovule primordial* de l'épithélium germinatif de l'ovaire.

5. Cœur.

Le cœur, entouré de la cavité péricardique, est un tube cylindrique logé dans la couche profonde de la charpente conjonctivo-musculaire, à droite du septum médio-ventral, entre l'insertion de ce dernier et la moitié postérieure de la masse génitale. Sa paroi se comporte vis-à-vis du péricarde comme chez tous les Ascidiens. Par son extrémité antérieure la cavité cardiaque se continue avec un

vaisseau ventral qui longe le septum médio-ventral dans sa partie antérieure et qui se ramifie dans la paroi du sac branchial. Par son extrémité postérieure la cavité cardiaque se continue avec un vaisseau qui passe dans la partie postérieure du septum médio-ventral et de là se ramifie dans le mésogastre et dans le septum médio-dorsal postérieur.

6. Sac branchial.

Au sac branchial il convient de distinguer deux régions. L'une, peu étendue, est antérieure, annulaire, et dépourvue de stigmates ; elle fait immédiatement suite au siphon buccal : c'est la *zone prébranchiale* ou *astigmatique*. L'autre, très étendue, constitue le sac branchial *sensu strictori* ; elle est pourvue de stigmates et s'étend depuis la zone prébranchiale jusqu'au fond du sac, c'est-à-dire jusqu'au pourtour de l'entrée de l'œsophage : c'est la *région stigmatique*.

La *zone prébranchiale* (1) est lisse et intimement unie à la charpente conjonctivo-musculaire, avec laquelle elle fait corps. Elle est circulaire. Sa limite antérieure correspond au cercle tentaculaire coronal ; sa limite postérieure, à l'origine de la première rangée transversale de stigmates branchiaux. Vers le milieu de son étendue règne, à sa face interne, la gouttière péricoronale.

La *gouttière péricoronale*, dans la majeure partie de son étendue, court parallèlement au cercle coronal. Elle comprend, en réalité, deux moitiés symétriques, qui sont séparées sur la ligne médio-ventrale par le cul-de-sac antérieur de l'endostyle et qui, à ce niveau, se continuent avec la gouttière hypobranchiale. Au voisinage de la ligne médio-dorsale, les deux moitiés de la gouttière, tout en se rapprochant l'une de l'autre, se dirigent obliquement en haut et en arrière pour délimiter un angle, ouvert en avant, et dans lequel proémine le tubercule hypophysaire. En arrière de ce tubercule, les deux moitiés de la gouttière péricoronale se perdent insensiblement dans une

(1) Pour HERDMAN (*loc. cit.*), la zone prébranchiale ne s'étend que depuis le cercle tentaculaire coronal jusqu'à la gouttière péricoronale.

gouttière médio-dorsale, ciliée, qui longe, dans toute son étendue, la face latérale droite du raphé dorsal, à la voûte du sac branchial. J'y reviendrai plus loin.

La *zone stigmatique* du sac branchial, qui fait immédiatement suite à la zone astigmatique, est divisée en deux moitiés latérales, symétriques, d'une part, par l'endostyle (gouttière hypobranchiale) et la gouttière rétropharyngienne qui lui fait suite, et, d'autre part, par le raphé dorsal et la gouttière médio-dorsale ou épibranchiale.

Le *raphé dorsal* constitue une lame enroulée sur elle-même : sa face latérale gauche est convexe ; sa face latérale droite, concave. Le tiers moyen de la face latérale gauche de l'organe regarde directement, vers le bas, dans la cavité branchiale : il est recouvert d'un épithélium cylindrique cilié. La face latérale droite du raphé, dans sa moitié supérieure ou dorsale, est revêtue d'un épithélium cylindrique, cilié, semblable, qui se continue, au niveau de l'insertion du raphé avec une bandelette épithéliale, formée par des cellules cylindriques ciliées. Cette bandelette délimite une gouttière, largement ouverte dans la cavité branchiale. Je l'appellerai *gouttière médio-dorsale* ou *épibranchiale*, parce qu'elle siège effectivement sur la ligne médiane, à la voûte du sac branchial, ce qu'indique l'insertion des septums médio-dorsaux ; tandis que le raphé dorsal longe sa lèvre gauche et n'est, par conséquent, pas médian, mais plutôt reporté un peu à la gauche de la ligne médiane.

Cette bandelette, rétrécie en avant où elle se continue avec les deux moitiés de la gouttière péricoronale, s'élargit progressivement d'avant en arrière.

La moitié inférieure de la face latérale droite du raphé dorsal est aussi tapissée par un épithélium cilié, mais cubique, et à cils vibratiles très courts. Enfin, le sommet du raphé, situé à la limite entre ses deux faces latérales, porte un épithélium cylindrique cilié, à longs cils vibratiles.

Arrivée au fond du sac branchial, la gouttière épibranchiale s'approfondit et se perd ensuite dans l'entrée de l'œsophage. Le raphé dorsal se trouve de la sorte inséré sur la lèvre gauche de l'orifice œsophagien, qu'il contourne en s'atténuant insensiblement. A ce niveau, sa face latérale gauche est tapissée par un épithélium cilié, cylindrique dans la moitié supérieure et cubique dans la moitié inférieure de l'organe. Toute la face latérale droite du raphé est

revêtue d'un épithélium cubique ou aplati, qui se continue insensiblement avec l'épithélium cylindrique cilié de l'entrée de l'œsophage.

La *gouttière hypobranchiale*, étendue d'avant en arrière sur la ligne médio-ventrale du sac branchial, se termine par un léger cul-de-sac postérieur. Là elle se continue avec la *gouttière rétropharyngienne*, qui se réfléchit de bas en haut et d'arrière en avant.

La gouttière rétropharyngienne est étroite, ciliée (épithélium cylindrique vibratile) et médiane. Sa lèvre gauche constitue un bourrelet, saillant dans la cavité branchiale, et garni également d'un épithélium cylindrique cilié. Sa lèvre droite, tapissée aussi par un épithélium cylindrique vibratile, est beaucoup moins proéminente ; elle s'atténue de plus en plus vers l'entrée de l'œsophage. La gouttière rétropharyngienne se perd sur la face latérale gauche de l'orifice œsophagien. Quant à sa lèvre gauche, elle devient de plus en plus saillante au fur et à mesure qu'elle se rapproche de l'entrée de l'œsophage et se continue avec la lèvre gauche de l'orifice œsophagien.

Quoique symétriquement placées par rapport au plan médian, les deux moitiés latérales de la paroi du sac branchial ne présentent point la même structure dans la région stigmatique.

La moitié gauche, chez l'adulte, ne présente pas de plis. On y compte 18 à 20 côtes longitudinales, le plus communément 19. Parmi elles, une quinzaine sont *complètes*, c'est-à-dire qu'elles s'étendent dans toute la longueur du sac branchial, depuis la zone prébranchiale jusqu'au fond du sac. Entre ces côtes complètes, il en existe quelques-unes *incomplètes*, qui ne s'étendent nullement dans toute la longueur du sac branchial. Enfin, parmi ces côtes longitudinales incomplètes, les unes règnent dans la portion antérieure de la zone stigmatique, et les autres dans sa portion postérieure seulement.

Voici quels sont *habituellement* les dispositions et les rapports des côtes longitudinales dans la moitié gauche du sac branchial.

Chacune d'elles est obliquement placée par rapport au plan médian, de telle sorte qu'elle s'en rapproche progressivement d'avant en arrière.

Les sept côtes longitudinales inférieures ou ventrales aboutissent, l'une derrière l'autre, par leur extrémité postérieure, sur le côté gauche de l'endostyle, à quelque distance de ce dernier et de telle

sorte que la ligne qui les unirait serait parallèle à l'endostyle. La 7e se termine ainsi au niveau du cul-de-sac postérieur de la gouttière hypobranchiale.

Les neuf côtes longitudinales moyennes ou latérales affectent les mêmes rapports avec la gouttière rétropharyngienne. Enfin, les trois côtes longitudinales supérieures ou dorsales sont disposées de même par rapport à l'extrémité postérieure du raphé dorsal.

Entre le bord gauche de l'endostyle et la première côte longitudinale ventrale gauche, il existe dans la portion antérieure de la région stigmatique, une dizaine de stigmates branchiaux dans chaque série transversale; plus loin en arrière, ce nombre diminue progressivement : 9, 8, 6, puis 4 et enfin 3.

En général, entre deux côtes longitudinales voisines, je compte 5 à 7 stigmates dans chaque série transversale.

Dans la moitié droite du sac branchial règne, en dehors de la gouttière médio-dorsale, *un pli branchial*, qui commence près de la limite postérieure de la zone prébranchiale et s'étend jusqu'au voisinage de l'entrée de l'œsophage. Dans la majeure partie de son étendue, il porte habituellement, chez l'adulte, 9 ou 10 côtes longitudinales, généralement complètes. Entre deux côtes voisines du pli, je compte en moyenne 3 stigmates seulement dans chaque rangée transversale.

En se rapprochant du fond du sac branchial, ce pli s'atténue de plus en plus : il s'étale par suite de l'allongement des côtes transversales de premier ordre. Il en résulte qu'au fond du sac, le pli branchial n'existe plus. Alors ses côtes longitudinales se terminent : les deux ou trois supérieures ou dorsales, à quelque distance de l'extrémité postérieure de la gouttière épibranchiale ; les suivantes, à une distance plus courte de l'entrée de l'œsophage et les dernières, enfin, à une courte distance de la portion terminale de la gouttière rétropharyngienne. Toutes se comportent vis-à-vis de ces organes comme le font les côtes longitudinales correspondantes de la moitié gauche du sac branchial vis-à-vis du raphé dorsal et de la gouttière rétropharyngienne.

Entre le bord droit de la gouttière médio-dorsale et la côte longitudinale droite la plus supérieure je compte 18 à 20 stigmates branchiaux dans chaque rangée transversale.

Enfin, sur les faces latérale et ventrale du sac branchial, dans sa

moitié droite, courent encore, chez l'adulte, 10 à 12 côtes longitudinales, qui se comportent comme les côtes longitudinales gauches correspondantes, tant les unes vis-à-vis des autres que par rapport à la partie initiale de la gouttière rétropharyngienne et à l'endostyle.

Entre le bord droit de l'endostyle et la côte longitudinale droite la plus inférieure, je compte le même nombre de stigmates, dans chaque série transversale, que du côté gauche. Il en est de même entre les différentes côtes voisines.

Les côtes longitudinales sont coupées à angles droits par des côtes transversales de deux ordres. Celles de premier ordre, au nombre de 30 à 32 dans chaque moitié du sac branchial chez l'adulte, séparent les diverses rangées transversales de stigmates branchiaux. Les côtes transversales de second ordre sont très grêles et souvent très incomplètes ; elles coupent les stigmates dans le milieu de leur longueur.

Les stigmates branchiaux ont une forme très régulière. Ce sont des fentes ellipsoïdales, très allongées, dont l'axe est longitudinal, c'est-à-dire parallèle aux côtes longitudinales.

7. Tube digestif. — Replis mésentériques.

Le tube digestif est situé dans la moitié postérieure gauche de la cavité péribranchiale. Il est incomplètement rattaché, par de nombreux trabécules vasculaires assez courts, à la portion correspondante de la face latérale gauche de la paroi du sac branchial. Il est uni, d'autre part, du moins dans la majeure partie de son étendue, à la paroi du corps par deux replis mésentériques, que je décrirai ultérieurement.

L'*œsophage* est court et semble plissé longitudinalement, du moins sur l'animal conservé dans l'alcool après l'action des réactifs. Dans presque toute son étendue il est situé sur la ligne médio-dorsale, un peu en avant de l'extrémité postérieure du corps, en arrière de l'anus. Son entrée (orifice œsophagien). siège, chez un adulte long de 19 mill., à 3 mill. environ de l'extrémité postérieure du corps. L'extrémité postérieure de l'œsophage se dirige obliquement en bas et à gauche pour se continuer avec l'estomac, dans la cavité duquel elle fait légèrement hernie.

L'*estomac*, plissé longitudinalement, est allongé, fusiforme et plus large que les autres parties du tube digestif. Son axe est obliquement dirigé d'arrière en avant et de haut en bas, à gauche de la ligne médio-ventrale. Il présente à considérer : une extrémité initiale ou postérieure : une extrémité terminale ou antérieure ; une face inférieure ou ventrale, convexe et, enfin, une face supérieure ou dorsale, également convexe.

Sa face inférieure longe, à peu près parallèlement d'arrière en avant, d'abord la portion initiale de la gouttière rétro-pharyngienne et, ensuite, l'extrémité postérieure de l'endostyle, à une distance d'environ 2 mill. Dans toute l'étendue de la face dorsale de l'estomac règne une gouttière, dans laquelle débouche, en avant, le conduit excréteur de la glande intestinale.

De l'extrémité antérieure de l'estomac part l'*intestin*.

Dans son ensemble l'intestin décrit deux courbures : une première, à convexité antérieure et une seconde, à convexité postérieure.

La *portion initiale* de l'intestin, comprise entre l'extrémité antérieure de l'estomac et la première courbure intestinale, est dirigée d'arrière en avant comme l'estomac auquel elle fait suite. Elle est caractérisée par ce fait qu'elle n'est pas enveloppée par les ramifications de la glande intestinale, comme c'est le cas pour les deux autres portions de l'intestin.

La *première courbure* intestinale siège sensiblement dans le même plan transversal ou vertical que l'anus, et ce, contre la moitié inférieure ou ventrale de la face latérale gauche de la paroi du sac branchial. Comme je l'ai dit, sa convexité est tournée en avant.

De là naît la *portion moyenne* de l'intestin. Elle longe la face dorsale de l'estomac, à peu près parallèlement et à une assez courte distance au-dessus d'elle. Puis, elle longe la partie terminale de l'œsophage, étant placée en avant et au-dessus d'elle.

Elle se continue alors avec la *seconde courbure* intestinale, dont la concavité, plus faible que celle de la première courbure, est dirigée en avant. La seconde courbure siège à 2 mill. environ en avant de l'extrémité postérieure du corps de l'Ascidie. Chez les individus tout jeunes la seconde courbure intestinale est presque nulle.

La *portion terminale* de l'intestin lui fait suite. Elle se dirige en haut, en avant et en dedans, est longue de 4 mill. environ et va s'ouvrir, par l'anus, dans le cloaque. L'anus *semble* déboucher un

peu à droite de la ligne médio-dorsale, alors qu'en réalité, ce dont on peut s'assurer sur les coupes, il s'ouvre immédiatement à gauche de cette ligne. Au voisinage de l'anus, l'intestin présente un court rétrécissement, que nous pourrions appeler *portion rectale.* L'anus est situé à la limite postérieure du cloaque, à 5 mill. en avant de l'entrée de l'œsophage, chez l'adulte.

L'*anse intestinale*, décrite par la portion moyenne, la seconde courbure et la portion terminale de l'intestin, est donc largement ouverte en avant. Elle est même, pour ainsi dire, nulle chez les individus très jeunes.

La *glande intestinale* naît de la face dorsale de l'estomac, non loin de l'extrémité antérieure de ce dernier. Son canal excréteur qui part du fond de la gouttière stomacale est logé, ainsi que ses premières branches de division, dans un repli dépendant du mésentère, et dont je parlerai plus loin. De là, ses branches de division se ramifient autour de la portion moyenne, de la seconde courbure et de la portion terminale de l'intestin. Les dernières ramifications du canal excréteur se terminent par des acinus renflés tellement serrés les uns contre les autres, qu'ils se compriment mutuellement et forment une véritable couche continue autour de l'intestin.

J'ajouterai que dans toute sa longueur l'intestin présente une gouttière, qui longe le bord droit de sa portion terminale, puis le bord postérieur de sa seconde courbure, le bord inférieur de sa portion moyenne, le bord postérieur de sa première courbure et, enfin, le bord supérieur de sa portion initiale.

Il y a donc lieu de distinguer au tube digestif de *Styelopsis grossularia* adulte :

1° Un œsophage ;

2° Un estomac, pourvu d'une gouttière dorsale ;

3° Une portion initiale de l'intestin, courte ;

4° Une première courbure intestinale, ou courbure antérieure, siégeant dans la moitié postérieure gauche de la cavité péribranchiale, dans le même plan transversal ou vertical que l'anus, à 6 mill. environ de ce dernier, chez un adulte long de 19 mill. ;

5° Une portion moyenne de l'intestin ;

6° Une seconde courbure intestinale ou courbure postérieure ·

7° Une portion terminale de l'intestin, longue d'environ 4 mill. et obliquement dirigée en haut, en avant et en dedans ;

8° Enfin, une très courte portion rectale, avoisinant l'anus.

Il reste à examiner *où et comment la paroi du corps est rattachée, d'une part, au sac branchial et, d'autre part, au tube digestif.*

La paroi du corps est d'abord très intimement unie, par l'intermédiaire de la charpente conjonctivo-musculaire, à la paroi du sac branchial dans toute l'étendue de la zone prébranchiale, où elle fait corps avec elle.

De plus, elle donne insertion, sur la ligne médio-ventrale, à un septum continu, très étroit et assez élevé chez l'adulte, qui l'unit à la paroi de la zone stigmatique du sac branchial : d'abord tout le long de l'endostyle jusqu'à l'extrémité postérieure de cet organe ; puis, plus en arrière, le long de la gouttière rétro-pharyngienne.

De là, ce *septum médio-ventral* se continue sans démarcation avec un *septum médio-dorsal postérieur*, qui s'étend jusqu'au niveau de l'anus.

Le septum médio-dorsal postérieur, à l'extrémité postérieure de la face dorsale de l'animal, loge dans son épaisseur la majeure partie de l'œsophage. De là il s'insère sur la ligne médio-dorsale, tout le long de la gouttière épibranchiale jusqu'au niveau de l'anus, c'est-à-dire jusqu'à la limite postérieure du cloaque.

Le sac branchial est en outre uni à la paroi du corps sur la ligne médio-dorsale en avant du cloaque. Cette union s'étend depuis l'extrémité antérieure de la gouttière épibranchiale jusque vers la limite postérieure du ganglion nerveux. En avant, elle est en continuité avec l'union régnant dans l'étendue de la zone prébranchiale. Elle se rétrécit d'avant en arrière, chez l'adulte, en un *septum médio-dorsal antérieur*, étroit, court et grêle.

Le sac branchial est, enfin, réuni à la face interne de la charpente conjonctivo-musculaire par de nombreux *trabécules vasculaires* (sinus dermato-branchiaux de Roule), délicats, qui traversent la cavité péribranchiale. Ces trabécules sont surtout extraordinairement nombreux et serrés, dans la partie postérieure de la moitié droite de la cavité péribranchiale, à droite de la partie postérieure du septum médio-dorsal postérieur, c'est-à-dire de la partie de ce

septum dans laquelle est logée la portion initiale de l'œsophage. Ils sont là tendus entre la charpente conjonctivo-musculaire et la moitié droite du fond du sac branchial. Cette partie de la cavité péribranchiale, je la désigne sous le nom de *chambre incubatrice*, parce que c'est là que s'accomplit le développement de la larve jusqu'à son éclosion. Au fond de la chambre incubatrice débouche la cavité de l'ovaire.

Le tube digestif est rattaché à la paroi du corps par deux replis :

1. Nous avons vu que la majeure partie de l'œsophage est logée dans l'épaisseur de la partie postérieure du septum médio-dorsal postérieur, qui le rattache à la paroi du corps, sur la ligne médio-dorsale, au voisinage de l'extrémité postérieure du corps de l'Ascidie. J'ai dit, en outre, que ce septum se continue, à la face ventrale, avec le septum médio-ventral.

De la face latérale gauche de la partie postérieure du septum médio-ventral, c'est-à-dire de la région de ce septum correspondant à la gouttière rétropharyngienne, part un court repli mésentérique, que j'appellerai *mésogastre* et qui fixe l'estomac contre ce septum.

2. D'autre part, l'intestin tout entier est rattaché à la paroi du corps par un *mésentère* continu. Le mésentère s'insère à l'intestin : 1° le long de la face dorsale de la portion terminale de l'intestin; 2° le long de la convexité (postérieure) de la seconde courbure intestinale ; 3° le long du bord inférieur de la portion moyenne de l'intestin ; 4° le long de la concavité (postérieure) de la première courbure intestinale ; 5° le long du bord supérieur de la portion initiale de l'intestin et 6° enfin, sur la face supérieure de l'estomac, à son extrémité antérieure seulement, c'est-à-dire exactement jusqu'au niveau de l'origine du canal excréteur de la glande intestinale. De là le mésentère se réfléchit vers le haut en un court repli (ligament intestino-pylorique de Lacaze-Duthiers et Yves Delage) (1), dans lequel se trouvent logés le canal excréteur de la glande intestinale et ses premières branches de division. Ce repli se continue alors avec la partie du mésentère correspondant à la portion moyenne de l'intestin.

(1) Études anatomiques et zoologiques sur les Cynthiadées (*Arch. de zool. exp. et gén.*, 2e série, t. VII, nos 3 et 4. Paris, 1889).

Je viens de décrire les connexions du mésentère avec l'intestin. Quelques mots maintenant concernant ses insertions à la charpente conjonctivo-musculaire.

Au voisinage de l'anus le mésentère est inséré sur la face latérale gauche du septum médio-dorsal postérieur, à l'origine de ce dernier. Il est très court, de telle sorte que l'anus est, pour ainsi dire, appliqué contre la paroi du corps, immédiatement à gauche de la ligne médiane, en arrière du cloaque. On peut dire que le septum médio-dorsal postérieur et cette partie terminale du mésentère naissent de la paroi du corps, par une courte racine commune.

Le restant du mésentère correspondant à la portion terminale de l'intestin s'insère à la paroi du corps immédiatement à gauche de l'insertion du septum médio-dorsal postérieur. La partie du mésentère correspondant à la seconde courbure intestinale prend insertion à la charpente conjonctivo-musculaire à peu près verticalement, en avant de l'estomac. Celle qui correspond à la portion moyenne de l'intestin s'insère longitudinalement vers le milieu de la hauteur de la face latérale gauche de la paroi du corps. Au niveau de la première courbure intestinale, le mésentère s'insère à cette paroi, verticalement, vers le milieu de la longueur du corps. Enfin, la partie du mésentère correspondant à la portion initiale de l'intestin prend insertion à la paroi du corps au-dessous de l'insertion de la partie correspondant à la portion moyenne de l'intestin. Quant au repli, dans lequel se trouve logé le canal excréteur de la glande intestinale, il s'insère à la paroi du corps, à peu près verticalement, en arrière de l'insertion de la partie du mésentère correspondant à la première courbure intestinale.

8. Cavité péribranchiale, Cloaque et Chambre incubatrice.

De la disposition des différents septums et replis que je viens de faire connaître, il résulte que chez *Styelopsis grossularia* :

1° La cavité péribranchiale, dans sa région antérieure, c'est-à-dire depuis la zone prébranchiale jusqu'à la limite postérieure du septum médio-dorsal antérieur, est divisée en deux moitiés latérales, com-

plètement séparées, d'une part, par le septum médio-ventral et, d'autre part, par le septum médio-dorsal antérieur ;

2° La cavité péribranchiale, dans sa région moyenne, c'est-à-dire entre les deux septums médio-dorsaux antérieur et postérieur, est unique, malgré la présence du septum médio-ventral. Dans cette région ses deux moitiés latérales communiquent, en effet, largement l'une avec l'autre au-dessus de la voûte du sac branchial. Cette partie dorsale de la région moyenne de la cavité péribranchiale, constitue le *cloaque,* qui s'ouvre à l'extérieur par l'orifice du siphon cloacal ;

3° La cavité péribranchiale, dans sa région postérieure est, de nouveau, divisée en deux moitiés latérales, complètement séparées : *a*), par la partie postérieure du septum médio-ventral ; *b*) par le septum médio-dorsal postérieur tout entier. Dans cette région, les rapports sont différents à gauche et à droite du plan médian. Dans la moitié gauche siège le tube digestif depuis l'extrémité postérieure de l'œsophage jusqu'à l'anus. Il est rattaché, d'une part, à la paroi du corps, par le mésentère ; d'autre part, à l'extrémité postérieure du septum médio-ventral, par le mésogastre, et, enfin, au sac branchial, par de nombreux trabécules vasculaires.

Cette moitié gauche de la région postérieure de la cavité péribranchiale est ainsi incomplètement divisée par ces replis : mais elle communique néanmoins avec la moitié gauche de la région moyenne de la cavité.

La moitié droite de la région postérieure de la cavité péribranchiale communique largement en avant avec la moitié correspondante de la région moyenne et, par conséquent, avec le cloaque. Toutefois, sa partie postérieure est traversée par de très nombreux trabécules vasculaires. C'est cette partie qui constitue la *chambre incubatrice.*

La chambre incubatrice est donc délimitée : en avant et en dedans, par la paroi du sac branchial (moitié droite du fond du sac), ainsi que par la partie postérieure du septum médio-dorsal postérieur ; en arrière et en dehors, par la paroi du corps.

Les embryons qui s'y développent sont enchevêtrés entre les nombreux trabécules vasculaires et ne peuvent arriver dans le cloaque qu'en cheminant d'arrière en avant entre les trabécules.

Grâce aux contractions musculaires du siphon cloacal, les larves libres étant éliminées à l'extérieur dès qu'elles arrivent dans le cloaque, il en résulte que l'on n'en trouve jamais dans la moitié gauche de la cavité péribranchiale.

Liège, 25 Janvier 1892.

POST-SCRIPTUM.

Cette notice était composée et prête à être tirée, lorsque, dans la dernière quinzaine d'avril 1892, me trouvant à Wimereux, où j'étais occupé à vérifier et à compléter par des observations sur le vivant mes études sur la spermatogenèse de *Styelopsis grossularia*, je reçus, grâce à l'extrême obligeance de son savant auteur, un important mémoire de A. Kowalevsky sur la formation du manteau (tunique externe) des Ascidies (1).

Dans ce mémoire, après avoir analysé les travaux de ses prédécesseurs, qui tous concluent à l'origine épidermique ou épiblastique du manteau, chez tous les Ascidiens tant simples que composés, l'illustre embryologiste russe s'attache à démontrer les faits suivants :

1° La mince couche cellulosique qui constitue le manteau de la larve urodèle libre, chez *Phallusia mamillata*, est tout à fait transparente et dépourvue d'éléments cellulaires ;

2° Ce n'est qu'au moment de la métamorphose de la larve que des éléments cellulaires commencent à s'y montrer ;

(1). A. Kowalevski, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels des Ascidien (*Mémoires de l'Acad. imp. des Sciences de St-Pétersbourg.* VIIe série, T. XXXVIII, n° 10, St-Pétersbourg, 1892).

3° *Ces éléments sont des cellules* MÉSOBLASTIQUES, *provenant du mésenchyme de la larve, et qui s'engagent progressivement à l'intérieur du manteau, en traversant l'épiderme (épithélium subtunical), pendant toute la durée de la métamorphose de la larve* ;

4° Chez les Ascidies simples, et spécialement chez *Phallusia*, les cellules du manteau dérivent du mésoderme et il est probable que ce processus est le même chez les Ascidies sociales et composées, si l'on tient compte de ce fait que, d'après les observations de DELLA VALLE, de MAURICE, de REES et de METSCHNIKOFF, les cellules du manteau des Ascidiens jouent un rôle phagocytaire actif ;

5° Cette émigration de cellules mésoblastiques dans la couche cellulosique du manteau des Ascidiens est morphologiquement le même phénomène que l'émigration de leucocytes à travers l'épiderme ou des membranes muqueuses dont elles gagnent la surface, phénomène maintes fois observé chez les vertébrés par PH. STÖHR, CARRIÈRE et VON KÖLLIKER.

Chez les Tuniciers, ces cellules s'engagent dans une couche de mucus assez consistante : elles s'y transforment en éléments permanents. Elles prennent probablement part à la formation ultérieure de la couche de mucus, c'est-à-dire de la substance fondamentale de la tunique externe, ou bien elles se transforment en d'autres formes de tissus. On sait, en effet, que la consistance du manteau des Tuniciers est très variable ; que l'on trouve toutes transitions entre une tunique externe de consistance muqueuse et une tunique de consistance cartilagineuse et très dure. Chez les Vertébrés supérieurs, les corpuscules lymphatiques migrateurs s'engagent aussi généralement dans une couche de mucus, secrétée par des tissus épithéliaux divers ou par des glandes ;

6° La valeur physiologique des cellules, mésoblastiques, du manteau, chez les Ascidiens, est double. D'une part, grâce à leur rôle phagocytaire, elles constitueraient un moyen de protection, notamment contre des champignons et autres microorganismes parasites, comme METSCHNIKOFF l'a démontré pour le Botrylle. D'autre part, un certain nombre d'entre elles donneraient naissance, chez les diverses espèces d'Ascidiens, aux divers éléments constitutifs du manteau.

Kowalevsky ajoute, en post-scriptum, que W. Salensky, dans ses *Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen* (1), parues pendant la publication de ses recherches, a démontré également que, chez les Pyrosomes, les cellules du manteau sont d'origine mésodermique. Il existe cependant une différence entre les Pyrosomes et les Ascidiens. Tandis que chez ces derniers l'émigration des cellules mésoblastiques est consécutive à la formation de la première couche de substance cellulosique, fondamentale, de la tunique externe, chez les premiers, d'après Salensky, la substance cellulosique, secrétée par les cellules épidermiques, serait consécutive à l'émigration des cellules mésoblastiques à travers l'épiderme.

Bien que j'eusse lu, en son temps, le beau mémoire de Salensky, je dois avouer, à ma confusion, que le fait important, signalé par ce savant, du passage d'éléments mésoblastiques à travers l'épiderme, chez les Pyrosomes, m'avait complètement échappé. Je le regrette d'autant plus qu'il eût pu me donner la clef de la signification des cellules pigmentées de rouge, dont j'avais constaté l'existence dans la substance fondamentale, cellulosique, de la tunique externe chez *Styelopsis grossularia*.

Quoi qu'il en soit, me fondant sur la nature ectodermique, que je supposais à tous les éléments de la tunique externe à l'époque où j'ai rédigé le mémoire qui précède, j'étais convaincu qu'en dépit de leur ressemblance avec les cellules mésoblastiques de la charpente conjonctivo-musculaire, ressemblance que j'ai indiquée, les cellules pigmentées de rouge, tout comme les cellules incolores de la tunique externe étaient, chez *Styelopsis grossularia*, d'origine épiblastique et dérivaient probablement de l'épithélium subtunical.

J'ai profité de mon récent séjour à Wimereux pour contrôler à nouveau tous les faits mentionnés précédemment concernant la coloration des différents organes et tissus de *Styelopsis grossularia*. Je ne puis que confirmer les résultats signalés plus haut.

Aujourd'hui, après la lecture des communications de Kowalevsky et de Salensky, je n'hésite pas à supposer que les éléments cellulaires pigmentés de rouge de la tunique externe ne dérivent du mésenchyme et que ces cellules ne traversent probablement l'épi-

(1) *Zoolog. Jahrbücher*, T. V.

thélium subtunical, chez notre espèce, par un processus semblable à celui qu'a décrit Kowalevsky comme se réalisant chez *Phallusia mamillata.*

Cependant, j'ai dit, et je le répète, que chez *Styelopsis grossularia*, il existe dans la tunique externe non seulement des cellules pigmentées de rouge, mais aussi des cellules aplaties, incolores, disséminées aussi dans la substance fondamentale. Or, si l'on tient compte de ce fait que, chez notre espèce, les cellules du mésenchyme sont pigmentées de rouge, tandis que les cellules épithéliales sont incolores, je pense qu'*il faut admettre comme très probable que tous les éléments cellulaires de la tunique externe ne dérivent pas du mésenchyme ; mais plutôt que cette tunique renferme deux espèces de cellules : les unes, pigmentées, probablement d'origine mésoblastique et émigrées à travers l'épithélium subtunical ; les autres, incolores, d'origine épiblastique, et provenant de la prolifération de l'épithélium subtunical.*

Chez *Ph. mamillata* et chez les Pyrosomes, où les cellules du manteau sont *toutes* incolores, cette distinction devait fatalement être plus difficile, sinon impossible à établir. *Styelopsis grossularia* fournit, à cet égard, un moyen facile de distinguer les deux espèces d'éléments, grâce à leur différence de coloration.

D'ailleurs, qu'il y ait dans la tunique externe de notre espèce deux espèces distinctes d'éléments cellulaires, probablement d'origine différente, c'est ce qui résulte de ce fait, que je mentionnais plus haut, que déjà ces deux espèces de cellules se distinguent dans les larves en voie de métamorphose, et ensuite de cet autre fait que j'ai fréquemment vu, sur les jeunes individus fixés surtout, des cellules de la couche profonde de l'épiderme (épithélium subtunical) en voie de division karyokinétique.

De mes observations, ainsi interprétées, je crois pouvoir conclure en ce qui concerne la tunique externe :

1° Comme chez *Phallusia mamillata*, chez *Styelopsis grossularia*, à la fin de la vie larvaire, la mince couche cellulosique représentant le manteau de la larve urodèle libre est tout à fait transparente, incolore, et dépourvue d'éléments cellulaires.

2° Comme chez *Ph. mamillata*, ce n'est qu'au moment de la

métamorphose de la larve que des éléments cellulaires commencent à s'y montrer.

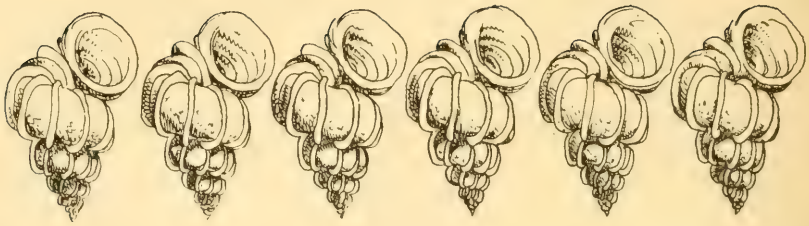
3° Ces éléments cellulaires, disséminés au sein de la substance fondamentale, cellulosique, sont de deux espèces morphologiquement différentes. Les uns sont aplatis, incolores et dérivent probablement de l'épiblaste (épithélium subtunical). Les autres sont des cellules de formes très irrégulières, pourvues de prolongements, et leur protoplasme est chargé de granulations d'un pigment rouge : ce sont probablement des cellules mésoblastiques, provenant du mésenchyme et émigrées à travers l'épithélium subtunical.

4° La couche cellulosique constituant la tunique externe de la larve urodèle est, sans aucun doute, d'origine épiblastique et dérive de l'épiderme larvaire.

5° Il est possible que les couches nouvelles de substance fondamentale, qui se forment dans la suite du développement postembryonnaire et chez l'adulte, ne doivent leur origine qu'aux cellules incolores que j'ai signalées et qu'elles aient, par conséquent, une origine épiblastique. D'autre part, il est très probable que le rôle phagocytaire, joué, chez d'autres espèces, par les cellules du manteau, s'il s'accomplit chez notre espèce, n'est exercé que par les cellules pigmentées de rouge, d'origine mésoblastique.

6° Si telle est la véritable signification, tant morphologique que physiologique, des divers éléments de la tunique externe, si la substance fondamentale, ainsi que les cellules incolores qu'elle renferme dérivent exclusivement de la couche épidermique sous-jacente, alors ces éléments et leurs produits de transformation doivent seuls être considérés comme constituant l'épiderme, tandis que les cellules pigmentées de rouge que l'on y rencontre sont des éléments étrangers à ce tissu, à cet organe de l'animal. Dans ce cas, rien ne s'oppose à conserver à la tunique externe des auteurs, au manteau des Ascidiens, le nom de couche superficielle de l'épiderme, en réservant à l'assise cellulaire profonde le nom d'épithélium subtunical.

Wimereux, 15 Mai 1892.



RECHERCHES
SUR LA MORPHOLOGIE DU FOIE DES GASTÉROPODES,

PAR

H. FISCHER,

Ancien Élève de l'École Normale Supérieure,
Agrégé de l'Université, Docteur ès sciences naturelles.

(Planches IX-XV).

SOMMAIRE.

I. Généralités.

Introduction. Procédés de recherches.
Chapitre 1. Historique général.

II. Étude spéciale du développement du foie.

Chapitre 2. Développement du foie dans les genres *Paludina* et *Æolis*.

III. Étude des principales variations du foie dans la série des gastéropodes.

Chapitre 3. Scutibranches.
Chapitre 4. Pectinibranches Tænioglosses.
Chapitre 5. Pectinibranches Rhachiglosses.
Chapitre 6. Pulmonés.
Chapitre 7. Opisthobranches.

IV. Considérations sur la morphologie du foie dans l'ensemble de l'embranchement des mollusques. Résumé et Conclusions.

Chapitre 8. Disposition du foie chez les Mollusques symétriques.
Chapitre 9. Comparaison du foie des Mollusques avec celui de quelques Invertébrés.
Chapitre 10. Résumé et conclusions générales. Applications à la classification.

I.

GÉNÉRALITÉS.

INTRODUCTION. — L'appareil glandulaire généralement désigné chez les Mollusques sous le nom de *foie* a déjà beaucoup occupé l'attention des zoologistes ; mais les travaux concernant spécialement cet organe ont trait surtout à l'histologie et à la physiologie, de sorte que son étude morphologique, basée sur l'anatomie et sur l'embryogénie des Mollusques, a été jusqu'à présent un peu délaissée, surtout en ce qui concerne les Gastéropodes : je me suis efforcé d'étudier les principales modifications du foie chez ces formes enroulées, et d'y retrouver, en suivant le développement, un plan simple d'organisation.

J'ai été secondé dans ce travail par l'expérience scientifique de mon père, le Dr P. Fischer, et de mes maîtres, MM. Giard et Houssay, auxquels j'adresse mes plus sincères remercîments. J'ai largement usé de l'outillage des laboratoires de l'École Normale supérieure et de la station zoologique de Wimereux ; j'ai séjourné aussi dans les laboratoires de la Société scientifique d'Arcachon dont j'ai pu apprécier l'excellente organisation ; je tiens à témoigner ici mes sentiments de reconnaissance envers MM. Hameau, président de la Société et Viallanes, directeur de la station ; la parfaite organisation du service des envois m'a permis l'étude de types variés d'animaux provenant de cette localité.

PROCÉDÉS DE RECHERCHES. — Les résultats consignés dans ce travail ont été obtenus principalement par l'étude de coupes en

séries pratiquées dans des embryons inclus dans la paraffine, préalablement fixés soit par le sublimé concentré dans l'eau ou dans l'alcool, soit par l'acide picrosulfurique. Au point de vue de l'histologie fine, ce procédé d'inclusion n'est pas entièrement irréprochable, à cause de la contraction toujours sensible que subissent les tissus dans ces liquides variés et sous l'action de la chaleur ; mais pour des recherches dont le but est surtout d'établir la morphologie des organes, cette méthode est précieuse : c'est la seule qui permette l'obtention de coupes très-minces ; de plus il est possible de reconstituer les embryons avec une précision suffisante, grâce à la sériation et à l'orientation des coupes. Une grande partie des figures représentées dans ce travail ont été ainsi reconstituées ; je crois que cette pratique, qui a l'avantage de diminuer beaucoup le nombre des figures et de faciliter l'interprétation du texte, est des plus recommandables : on sait combien est pénible l'étude des ouvrages où sont représentées des coupes en séries, le lecteur étant obligé de faire lui-même le travail toujours long et fastidieux de la reconstitution.

Cette reconstitution demande quelques soins ; il est bon de prendre à la chambre claire un dessin de l'embryon après la fixation. Les inclusions ont été faites dans des verres de montre soigneusement nettoyés : après refroidissement brusque dans l'eau le bloc de paraffine se détache spontanément, et il est possible, en examinant sa face inférieure au microscope, de reconnaître l'orientation des embryons situés très superficiellement ; on taille le bloc en conséquence, et l'on prend un dessin du contour à la chambre claire ; en s'aidant de ce contour, il est facile de reconstituer l'embryon en entier d'après les coupes dessinées à la chambre claire. Le grossissement, ainsi que l'épaisseur des sections, doivent être exactement mesurés.

Si l'on désire obtenir un modèle en relief, on peut employer le dispositif suivant, que j'ai vu pratiquer par M. Viallanes : on découpe, en suivant le contour des dessins des sections, des plaques de cire dont l'épaisseur est égale au produit de l'épaisseur de la section par le grossissement du dessin ; on superpose ensuite les lames de cire en se guidant sur le dessin du contour apparent : la position de chaque lame sur la précédente n'est pas absolument déterminée par ce contour : on devra utiliser les organes

de forme régulière et connue à l'avance ; à défaut d'un semblable moyen de repérage, voici le procédé que j'ai employé avec avantage : avant de faire les coupes on trace avec une aiguille, de chaque côté de l'objet inclus, un sillon peu profond sur la face supérieure du prisme de paraffine, parallèlement aux arêtes. Cette face est frottée avec de la plombagine ou bien une poudre insoluble quelconque, et le surplus est enlevé en grattant légèrement la surface avec un scalpel ; les deux sillons sont alors remplis de plombagine : ils se traduisent sur le ruban de coupes par deux points noirs situés entre deux coupes consécutives, sur leur ligne de soudure. Ces deux repères donnent tous les éléments nécessaires à l'orientation. L'inclusion d'un cheveu réussit également, mais les sections sont trop pâles, et la manipulation est plus compliquée.

Par l'un ou l'autre de ces procédés, on arrive à reconstituer exactement les objets en relief. Pour les organes très contournés et très grêles, les modèles en cire sont trop fragiles. J'ai obtenu de bons résultats en évidant les plaquettes de cire dans les régions occupées par les organes à représenter ; après la superposition des plaquettes l'organe est figuré par une cavité : il est alors facile d'y couler du plâtre, en ayant soin de consolider par des fils de fer les parties trop grêles : on fait fondre la cire pour dégager la reconstitution. Toutes ces manipulations sont longues ; mais la certitude du résultat obtenu compense largement ces inconvénients.

1. HISTORIQUE GÉNÉRAL.

La morphologie du foie dans l'embranchement des Mollusques n'a fait l'objet d'aucun travail d'ensemble. Les principaux documents concernant l'anatomie et le développement de cet organe sont fournis surtout par des monographies dont j'aurai occasion de rendre compte dans le courant de ce travail, en faisant l'étude des différents types. Dans les manuels de zoologie et dans les ouvrages généraux, le passage relatif au foie est souvent très peu développé et les conclusions adoptées ne sont pas toujours en concordance, surtout en ce qui concerne les Gastéropodes :

Cuvier a résumé dans son Traité d'Anatomie comparée (**19**) * ses

* Les chiffres en caractères gras, placés entre parenthèses, renvoient à l'index bibliographique, page 334.

observations sur l'anatomie des Mollusques : chez les Gastéropodes, la bile se déverse d'ordinaire dans l'intestin, quelquefois dans l'estomac, et le nombre des canaux biliaires est variable. Parmi les Pulmonés, l'*Arion rufus* possède deux orifices hépatiques situés aux deux côtés du pylore : l'*Helix pomatia* n'en présente qu'un seul s'ouvrant dans le pylore. Chez les Nudibranches, la disposition est variable : d'ordinaire plusieurs canaux hépatiques aboutissent au gésier, ou parfois à la région postérieure de l'œsophage (*Scyllæa*). Chez les Pectinibranches la bile est généralement versée dans l'origine de l'intestin ; enfin chez les Scutibranches elle se déverse dans l'estomac proprement dit, disposition rappelant celle qu'on observe chez les Acéphales, dont le foie communique avec l'estomac par un certain nombre d'orifices distincts.

En résumé, Cuvier n'a trouvé aucune fixité dans les rapports du foie avec le tube digestif pour l'ensemble de la classe des Gastéropodes ; les Scutibranches et les Acéphales présentent une organisation très analogue ; enfin la question de savoir si le foie des Gastéropodes est pair ou impair ne paraît pas avoir été abordée par Cuvier.

Siebold et Stannius (88) sont plus explicites à cet égard : pour eux le foie des Mollusques céphalophores est généralement asymétrique (chez le Dentale il est symétrique), et les canaux biliaires se réunissent en deux, trois ou plusieurs conduits, qui versent la bile dans l'estomac ou dans l'intestin, rarement dans l'œsophage.

Milne-Edwards (67) relate les travaux dont je viens de parler, et adopte les conclusions de leurs auteurs.

Gegenbaur (34) fait remarquer que la symétrie du foie est évidente chez les Brachiopodes et chez les Céphalopodes : il pense qu'elle est générale, et croit la retrouver dans le genre *Phyllirrhoë*, où l'on remarque quatre tubes hépatiques, et aussi dans le genre *Æolis* (1). En ce qui concerne les rapports du foie et de l'estomac, il dit que les canaux biliaires débouchent généralement à l'origine de l'intestin, parfois dans la dilatation stomacale.

Claus (18) aborde également la question de la symétrie : les Placophores auraient seuls un foie symétrique : chez les autres Gastéropodes la glande hépatique est une masse volumineuse impaire

(1) Le texte est accompagné d'une figure (page 498).

qui occupe la plus grande partie du sac viscéral : elle se divise en plusieurs gros lobes ayant chacun un canal excréteur distinct.

Vogt et Yung (94) décrivent le foie dans les divers groupes de Mollusques : chez les Nudibranches le foie proprement dit n'existe pas : il est remplacé par des prolongements glandulaires de l'intestin; chez les autres Gastéropodes il existe un véritable foie ; il comprend parfois deux masses symétriques (*Chiton*), mais le plus souvent il n'est composé que d'une seule masse impaire divisée en plusieurs lobes, et débouchant généralement en arrière de l'estomac.

Keferstein (14) dit, à propos du foie des Opisthobranches, que l'homologie des canaux biliaires dans ses différentes variations est impossible à établir chez ces animaux. Le foie des Pulmonés forme deux, trois, ou quatre lobes s'ouvrant dans la région postérieure de l'estomac, ou bien au commencement de l'intestin. Chez les Prosobranches, le foie s'ouvre dans l'estomac : en ce dernier point Keferstein est en contradiction avec les auteurs précédents.

On trouve également dans certaines monographies quelques idées générales qui seront exposées en temps et lieu; l'énumération qui précède suffit pour montrer les divergences qui existent entre les auteurs, divergences causées soit par une variabilité réelle dans la disposition de l'appareil hépatique, soit par des différences d'interprétation : le désaccord porte sur plusieurs points : le foie est considéré tantôt comme pair tantôt comme impair; les canaux biliaires débouchent dans l'estomac, ou bien en avant de cet organe, parfois aussi en arrière ; enfin le foie des Nudibranches est souvent considéré comme une formation sans aucun rapport avec le foie des autres Mollusques.

Pour jeter un peu de lumière dans cet ensemble d'opinions si diverses, il est indispensable d'avoir recours à l'embryogénie.

Les principaux traits du développement ont été résumés par Balfour (2) en 1880 : le mésenteron des Gastéropodes se différencie en une région ventrale qui formera l'estomac, et une région dorsale, l'ébauche du foie, lequel s'ouvre dans le tube digestif au point d'union de l'estomac avec l'intestin : une difficulté se présente immédiatement, cette disposition étant exactement l'inverse de celle qu'on trouve chez les Céphalopodes, dont le foie se développe ventralement par rapport à l'estomac.

Une autre question des plus controversées est celle des rapports du foie avec le vitellus de l'embryon. Pour un certain nombre d'auteurs le vitellus donne directement naissance au foie; pour d'autres ces deux formations sont indépendantes. Fol (30) se range à cette dernière opinion ; il donne d'ailleurs sur la question un historique très détaillé auquel je renvoie le lecteur : j'énoncerai simplement ses conclusions, qui sont les suivantes : dans beaucoup de cas le foie ne se forme pas en entier aux dépens des réserves vitellines ; chez plusieurs formes (*Cyclas*, quelques Pulmonés, Aplysiens) le vitellus se résorberait même complètement, et serait sans rapport avec le foie. Je discuterai dans le courant de ce travail différents cas cités par Fol.

Lamellibranches. Les travaux faits sur les Lamellibranches permettent au contraire des conclusions beaucoup plus claires et assez générales : ces Mollusques ont à l'état adulte un foie pair et symétrique ; l'étude de leurs larves a montré un développement très normal, car ces animaux sont symétriques et leur éclosion est généralement précoce, de sorte que les phénomènes embryogéniques ne sont que très peu troublés, la réserve vitelline étant toujours faible. Un très grand nombre de travaux, parmi lesquels je citerai ceux de Lovén (64) sur le *Cardium* en 1848, de Lacaze-Duthiers (50) sur le *Mytilus* en 1856, Stepanoff (89) sur le *Cyclas* (1875), Hatschek (38) sur le *Teredo* (1880), Horst (39) sur l'*Ostrea* (1882), Ziegler (98) sur le *Cyclas* (1885), sont remarquablement concordants ; ils établissent nettement l'organisation du tube digestif de la larve des Lamellibranches : les deux lobes symétriques du foie débouchent à droite et à gauche dans la région antérieure de l'estomac; celui-ci est une poche ciliée, d'où sort l'intestin ; les deux lobes du foie naissent des parois latérales de l'endoderme. Ce schéma peut subir chez l'adulte quelques modifications.

La morphologie du foie est donc connue dans ses grands traits chez les Lamellibranches. Est-il possible d'étendre ces notions claires au foie des Gastéropodes et de retrouver à travers les modifications causées par la torsion et par d'autres influences perturbatrices la symétrie primitive de cet organe ? Telle est la question qui se pose naturellement et qui m'a guidé dans les recherches que je vais exposer maintenant.

II.

ÉTUDE SPÉCIALE DU DÉVELOPPEMENT DU FOIE.

2. DÉVELOPPEMENT DU FOIE DANS LES GENRES *PALUDINA* ET *ÆOLIS*.

Pour avoir une notion précise de la constitution du foie, il est nécessaire d'en suivre pas à pas le développement, et cette étude doit porter sur les formes qui présentent les processus embryogéniques les plus clairs : il est évident qu'aucun type n'offre un développement normal ; mais on peut étudier plusieurs formes chez lesquelles les condensations embryogéniques portent sur des points différents, et en déduire d'une manière assez complète la marche normale du développement. Les deux espèces que je vais examiner répondent assez bien à ces conditions.

*
* *

1° *PALUDINA VIVIPARA.*

La Paludine est un type précieux pour l'étude des feuillets, car l'œuf ne possède presque pas de vitellus. L'embryon augmente progressivement de volume en se nourrissant aux dépens du liquide renfermé dans la coque, et ne contient jamais une forte proportion de ces substances passives qui troublent les phénomènes embryogéniques chez la plupart des autres Gastéropodes. La formation de la gastrula est par suite très claire : elle a lieu par embolie. Le mésoderme, d'après un travail récent de v. Erlanger (25), provient d'un diverticule entérocœlique ventral qui grandit peu à peu et se sépare graduellement de l'archentéron : j'insiste à dessein sur ces faits connus : car la naissance d'organes par reploiement de feuillets est considérée actuellement à juste titre par beaucoup de zoologistes comme un phénomène primitif et normal : il en résulte qu'un type

présentant ce mode de formation à un aussi haut degré que la Paludine devra nous donner des indications très sûres en ce qui concerne le développement du foie.

On observe de bonne heure, ainsi que l'a montré Bütschli (**15**) en 1877, une différence de structure histologique entre la paroi dorsale et la paroi ventrale de l'archentéron : cette dernière est formée par des cellules (pl. x, fig. 11, *x*) qui gardent leur caractère endodermique et sont chargées de substances de réserve, tandis que sur la paroi dorsale *d* les cellules beaucoup plus petites et plus nombreuses sont allongées et cylindriques. Cette figure 11 est la reproduction d'une section transversale pratiquée dans un embryon représenté de profil dans la fig. 12, qui montre aussi cette disposition. On remarquera que le revêtement de cellules columnaires n'est pas exactement sur la ligne dorsale médiane, mais un peu dévié à gauche (1), par suite d'une rotation encore peu sensible, mais qui aura bientôt pour effet d'entraîner la ligne dorsale médiane de l'archentéron sur le côté gauche, et la ligne ventrale sur le côté droit.

La partie de l'archentéron située au voisinage de l'anus est déjà différenciée en un intestin tapissé de cellules columnaires qui remontent un peu plus haut sur le côté droit que sur le côté gauche.

En avant l'œsophage s'ouvre dans l'archentéron. L'orifice n'est pas situé à l'extrémité antérieure, mais vers la face dorsale ; l'origine de l'intestin est également déviée du côté dorsal.

A un stade un peu plus avancé (fig. 13) les cellules cylindriques se montrent aussi sur la ligne médiane du côté ventral *v* (2), de sorte que les grosses cellules endodermiques sont séparées en deux régions distinctes, l'une *f* formant la paroi gauche de l'archentéron, et l'autre *f'* formant la paroi droite. Ces deux régions sont inégales : celle de droite est la moins étendue ; en effet, comme je viens de le faire remarquer, l'épithélium cylindrique de l'intestin remonte plus

(1) Toutes les coupes transversales sont orientées de la même manière sur les planches : la face dorsale est en haut, la face ventrale en bas ; la face latérale droite est du côté droit, et la face latérale gauche du côté gauche.

(2) Pour faire concorder la description du texte avec la fig. 13, il faut se rappeler que le tube digestif a subi à ce stade une torsion de près de 90° dans le sens de la flèche.

loin en avant du côté droit que du côté gauche : c'est pourquoi la coupe (fig. 14) pratiquée dans la région où naît l'intestin montre le revêtement endodermique seulement sur le côté gauche *f*. Ces deux régions tapissées de grosses cellules tendent à s'individualiser, et à former deux diverticules de l'archentéron. Nous pouvons dès maintenant considérer celui de gauche comme l'ébauche du foie.

Les fig. 13 et 14 montrent que le péricarde subit une torsion en même temps que le tube digestif : les deux tubes péricardiques décrits par v. Erlanger, et que j'ai retrouvés avec la plus grande netteté, sont représentés en *p* et *p'*. Dans la région située entre ces deux coupes, les deux tubes se réunissent ; plus en avant ils se séparent (fig. 13), puis disparaissent ; mais on trouve à leur place des cellules mésodermiques en grande abondance et situées exactement sur la ligne ventrale *v* de l'archentéron : le mésoderme paraît donc suivre la torsion de l'endoderme, peut-être avec un certain retard (fig. 13).

Il est remarquable que le foie et le péricarde aient un développement en quelque sorte inverse : le diverticule gauche prédomine sur le diverticule droit, tandis que le tube péricardique droit est plus développé que son symétrique : cela résulte probablement d'un balancement d'organes : du moment que, par une cause difficile à préciser, le diverticule gauche s'accroît démesurément pour former à lui seul le foie de l'adulte, le tube péricardique gauche, gêné dans son développement, subit une réduction inverse, tandis que celui de droite peut s'accroître beaucoup dans l'espace laissé libre par l'atrophie du lobe endodermique droit : nous verrons par la suite que cette inégalité des deux lobes endodermiques s'observe, au moins pendant l'état larvaire, chez presque tous les Gastéropodes monotocardes, dont le péricarde présente sans doute la même asymétrie que le cœur.

Au stade représenté en coupe dans la fig. 13 il s'est donc formé, aux dépens de l'archentéron indifférencié, une région médiane tapissée dorsalement et ventralement par des cellules cylindriques : c'est l'estomac larvaire, qui communique largement avec deux diverticules latéraux formés par de grosses cellules endodermiques, et inégalement développés, celui de gauche étant le plus volumineux.

Par suite de la torsion, le grand diverticule ne tarde pas à devenir

exactement ventral et médian, tandis que le petit diverticule s'atrophie assez rapidement : ces circonstances expliquent très bien comment Bütschli a été amené à supposer que le foie naît d'un diverticule ventral et médian de l'archentéron, la partie dorsale formant l'estomac : le diverticule droit, toujours peu développé, lui a certainement échappé.

Le stade suivant que j'ai étudié correspond à la formation du cœur qui fait alors saillie dans l'intérieur du péricarde. Les otocystes sont complètement fermées et le pied est devenu très volumineux ; la cavité palléale et l'anus ont déjà subi une torsion sensible vers la droite : le grand diverticule endodermique (fig. 15, *f*) s'est bien nettement individualisé, et la communication avec l'estomac est beaucoup moins large ; le petit diverticule ne s'est pas modifié : il forme simplement une saillie *f'* dans la région antérieure et actuellement dorsale de l'estomac. L'œsophage *œ* ne communique pas encore largement avec l'estomac ; celui-ci commence à se déformer, et l'origine de l'intestin, d'abord voisine de la face dorsale de l'estomac, se rapproche de la face ventrale.

Un peu plus tard, l'œsophage et l'estomac communiquent largement (fig. 16); la déformation de l'estomac est encore plus sensible : le lobe droit *f'* réduit à quelques cellules endodermiques est situé très en avant et tend à se placer du même côté que le lobe gauche ; dès lors il n'est plus possible de reconnaître exactement la région dorsale et la région ventrale de l'estomac. A ce moment ce viscère présente à très peu de chose près la forme qu'on lui connaît chez l'adulte d'après les travaux de Leydig (61). Il y a toujours une démarcation très nette entre l'estomac et l'œsophage, celui-ci présentant des replis longitudinaux qui cessent brusquement.

Le foie provient directement du grand diverticule endodermique : les embryons un peu plus âgés que j'ai étudiés ne présentent plus aucune trace du petit lobe ; le grand s'accroît beaucoup et ne tarde pas à se diviser en un grand nombre de lobules.

On voit que chez la Paludine le tissu hépatique est précédé par un tissu de réserves : celui-ci est divisé en deux lobes presque symétriques, de même structure, ne différant que par la grandeur : le lobe gauche donne le foie de l'adulte : tout nous autorise donc à

conclure que le lobe droit correspond à la moitié droite atrophiée du foie, représentée seulement par quelques cellules bourrées de réserves, qui ne tardent pas à disparaître : par suite le foie de la Paludine adulte n'équivaut qu'à la moitié gauche du foie des Lamellibranches.

Le tissu de réserves ayant dans les stades plus jeunes une extension beaucoup plus grande, on peut se demander s'il n'y a pas là une indication d'un état primitif dans lequel toutes les cellules de l'endoderme pouvaient remplir la fonction digestive. L'apparition de cellules cylindriques sur la ligne dorsale de l'archentéron doit correspondre dans cette hypothèse à une première division du travail, les cellules dorsales mettant en mouvement à l'aide de cils vibratiles les matières ingérées, tandis que les cellules situées ventralement les assimilent. On pourrait dire qu'il existe à ce stade une glande digestive ventrale impaire. Plus tard les cellules cylindriques se montrent aussi ventralement : ce stade correspond à celui qui est réalisé physiologiquement dans d'autres larves (Lamellibranches) possédant un estomac médian, tapissé de cellules cylindriques munies de cils qui font tourbillonner les aliments, et deux diverticules endodermiques symétriques remplissant la fonction digestive : on se rend compte ainsi de la formation graduelle de l'estomac, représenté d'abord par une simple bande ciliée dorsale, et arrivant à constituer petit à petit un sac bien délimité : les cils vibratiles ne se retrouvent pas il est vrai dans ces embryons de Paludine, mais cette modification est facilement explicable : il faut l'attribuer à l'éclosion tardive des larves : les cils ont disparu par défaut d'usage.

Avant d'aborder un autre sujet, je dois rappeler les travaux sur la Paludine publiés par Leydig (61) en 1850. Suivant cet auteur l'ébauche du foie résulte d'une modification des cellules qui entourent l'estomac : à ce moment le foie enveloppe l'estomac comme un calice (*umgiebt den Magen becherförmig*), puis il se déplace vers la gauche de cet organe. Cette description, qui n'est d'ailleurs pas très claire, paraît attribuer au foie une origine ventrale ; l'endoderme subirait ensuite une torsion en sens inverse de celle que j'ai décrite : pour expliquer cette contradiction, il suffit, je crois, de comparer les figures 11 et 14 : si l'on n'a pas suivi l'atrophie graduelle du lobe droit, le foie semble avoir tourné vers la gauche.

Chez l'adulte, Leydig décrit un foie divisé en trois lobes : l'un d'eux, le lobe inférieur, acquiert parfois un canal excréteur spécial. Leydig a cherché à déterminer de quelle manière se forment les cellules hépatiques : d'après ses observations, les cellules chargées de réserves s'éclaircissent et secrètent la bile : il y a donc une transformation aussi directe que possible. Je n'ai pas étudié spécialement ce point très délicat d'histogénèse ; mais j'ai observé que les cellules possèdent toujours un noyau ; après leur transformation en cellules hépatiques, elles sont plus petites et plus nombreuses : je pense donc que les cellules hépatiques sont produites par division des cellules endodermiques nutritives.

L'étude de la Paludine nous explique donc bien certains points du développement : ce type de Mollusque présente cependant quelques particularités défavorables. Par suite de l'incubation dans l'utérus maternel, les organes n'entrent que tardivement en fonction : le vélum est extrêmement réduit ; les cellules de l'estomac n'acquièrent que très tard leur revêtement ciliaire : il en résulte que l'embryon de la Paludine peut montrer des simplifications dans la forme et dans la structure des organes. Pour compléter cette étude, il faut donc s'adresser à un type dont les embryons accomplissent la plus grande partie de leur développement dans le milieu extérieur. Les Mollusques qui se trouvent dans ce cas ont un inconvénient sérieux consistant dans la présence d'une certaine quantité de vitellus utilisé par l'embryon jusqu'au moment de l'éclosion ; aussi les premiers phénomènes sont-ils généralement assez modifiés. Parmi les Scutibranches et les Opisthobranches on trouve de nombreuses formes dont les œufs, de petite taille, éclosent de bonne heure. Les Scutibranches seraient particulièrement avantageux à cause de la symétrie de leurs organes ; mais la récolte de leurs larves est très difficile ; aussi les observations sur l'embryogénie de ces animaux sont-elles très peu nombreuses ; au contraire, les larves d'Opisthobranches ont déjà été examinées plusieurs fois : c'est pourquoi je les ai recherchées de préférence.

*
* *

2° *ÆOLIS EXIGUA.*

1° *Stades voisins de l'éclosion.* Les œufs d'*Æolis exigua* Alder et Hancock, que j'ai pu récolter en abondance à Wimereux sur les touffes d'Hydraires, possèdent une quantité relativement faible de vitellus. qui suffit cependant pour rendre l'embryon à peu près opaque pendant un certain temps. Lorsque le développement approche du moment de l'éclosion, le vitellus est graduellement absorbé et les tissus redeviennent transparents, les observations sont alors plus faciles.

Le stade le plus jeune que j'ai examiné est un peu moins développé que l'embryon de la fig. 60. A ce moment les deux lobes hépatiques (fig. 63, *f f'*) sont sensiblement égaux et parfaitement symétriques ; leurs cellules sont bourrées de substances nutritives, et peu transparentes. Au moment de l'éclosion une inégalité se manifeste très nettement (fig. 60) : le lobe gauche *f*, le plus développé, est devenu assez transparent, et l'on distingue facilement son orifice de communication avec l'estomac ; cet orifice se trouve en avant, non loin de l'ouverture de l'œsophage dans l'estomac.

Si l'on nourrit les larves, aussitôt après l'éclosion, avec des spores d'Ulves, on constate qu'à peine introduites dans le lobe gauche du foie elles sont mises en mouvement par les cils très fins dont les cellules hépatiques sont pourvues. Les spores sont ensuite ingérées à l'intérieur des cellules. A ce stade de la vie larvaire, ce diverticule de l'estomac fonctionne donc comme une glande digestive, et la digestion est intracellulaire comme chez beaucoup de Métazoaires peu élevés en organisation (Turbellariés, Rotifères).

En présence de ce mode de nutrition, on peut se demander si l'absorption du vitellus nutritif n'est pas un phénomène du même ordre : Il est vraisemblable que les cellules des diverticules endodermiques digèrent les globules de substance vitelline contenus à leur intérieur exactement comme elles digèreront plus tard les corpuscules alimentaires puisés dans le milieu extérieur. Avant l'éclosion, au moment où le vitellus disparaît graduellement, ces sacs nutritifs sont donc des glandes digestives exactement au même titre qu'après l'éclosion, et la formation de tissus nouveaux se fait

par le même procédé dans les deux cas : il est tout naturel que les substances de réserve soient localisées précisément dans les cellules qui ont pour fonction la digestion : c'est ainsi que ces substances peuvent être le plus rapidement utilisées. La transformation directe des cellules vitellines en cellules digestives est donc très facile à comprendre : ce n'est même pas un changement de fonction : la seule modification réside dans l'origine différente des aliments. Il est d'ailleurs facile de constater pas à pas l'éclaicissement graduel des sacs nutritifs, et leur transformation directe en organes digestifs de la larve libre.

Le lobe hépatique droit est très réduit au moment de l'éclosion, et je n'ai pas aperçu nettement de cavité à son intérieur. L'œsophage est fortement cilié et présente une sorte de valvule près de son ouverture dans l'estomac. Celui-ci est très compliqué ; ses cellules sont revêtues d'une épaisse cuticule ; elles ne sont ciliées que sur deux zones (fig. 61). Sa forme générale est celle d'une cornemuse ; on trouve parfois un ornement spiral sur ses parois (fig. 60, *s*). L'intestin est assez long; les cils vibratiles dont il est abondamment pourvu paraissent battre du dehors vers le dedans. Peut-être n'y a-t-il dans ce phénomène, déjà constaté antérieurement, qu'une illusion due au mode de propagation des ondes vibratiles, car j'ai vu des substances expulsées en sens inverse de ce mouvement.

Avant de décrire par quelles transformations le foie de la larve donne le foie de l'adulte, je vais énumérer les travaux publiés antérieurement sur les embryons d'Æolidiens. Un certain nombre des faits que je viens d'exposer ont déjà été constatés.

En 1839, Lovén (**63**) a figuré une larve d'*Æolis branchialis*. De part et d'autre de l'estomac sont représentés deux lobes d'inégale grandeur, que l'auteur considère comme les rudiments du foie.

En 1840-45, Sars (**82**) décrit des organes identiques chez des embryons véligères de *Tritonia Ascanii* ; mais ses observations, comme celles de Lovén, ne portent que sur des stades antérieurs à l'éclosion (1).

(1) La figure de la coquille est probablement inexacte ; Sars la dessine symétrique ; dans les différents cas que j'ai examinés chez les Nudibranches, la coquille m'a toujours

Nordmann (70) a observé en 1844 un grand nombre de formes larvaires d'une espèce voisine de celle que j'ai étudiée, et qu'il a nommée *Tergipes Edwardsii*. Dans les larves on distingue un estomac cilié intérieurement, et de chaque côté, deux lobes jaunâtres du foie, le plus gros étant celui de gauche ; après la métamorphose il se forme sur le dos des prolongements tégumentaires à l'intérieur desquels on trouve des diverticules du tube intestinal disposés symétriquement de part et d'autre ; mais l'opacité des jeunes larves a empêché Nordmann d'établir les rapports du tube digestif larvaire avec celui de l'adulte : ses figures ne donnent aucun renseignement à cet égard. Sa description du tube digestif de l'adulte s'accorde mal avec ce que nous savons des autres Nudibranches : comme le fait remarquer Vogt, l'organe décrit comme foie est probablement une dépendance des organes génitaux. Autant que l'on peut en juger par ses explications un peu confuses, le tube digestif présente une organisation symétrique.

Lovén (65) en 1845 étend ses observations à d'autres Nudibranches et à quelques Prosobranches (*Elysia*, *Bulla*, *Bullæa*, *Eulima*, *Cerithium reticulatum*) : il décrit chez ces différentes formes la même organisation que chez l'*Æolis branchialis* ; il met bien en lumière le fait que cette organisation commune se retrouve dans un embryon de Lamellibranche (*Kellia rubra*).

Reid (79) a vu en 1846 chez les *Æolis* et chez d'autres Nudibranches les deux lobes endodermiques inégaux, qu'il appelle des cellules.

Schulze (84) a pu recueillir en 1849 quelques stades libres du *Tergipes lacinulatus* Cuvier ; mais dans les premiers stades les embryons sont tellement opaques qu'il lui a été impossible de distinguer le tube digestif ; dans les stades suivants les cœcums hépatiques s'aperçoivent facilement ; mais l'auteur n'indique pas leurs rapports avec l'estomac.

En 1861, Keferstein et Ehlers (45) décrivent les deux lobes hépatiques inégaux dans les embryons d'*Æolis peregrina*.

Selenka (85) a étudié en 1871 le développement de *Tergipes*

paru sénestre ; j'ai représenté (fig. 62) celle de l'*Æolis exigua* : le bord columellaire porte une dent *d* ; de ce bord columellaire se détache une lame très mince *l*. La coquille est calcaire ; l'opercule corné. La coquille est sénestre comme le montre la position de l'apex *a*.

claviger ; mais ses observations ne dépassent pas l'éclosion ; une de ses figures est assez conforme à ma fig. 60 ; les deux diverticules sont représentés à des hauteurs inégales ; il considère celui de gauche comme le début du foie ; quant à celui de droite, qui est dessiné très petit et seulement sur cette figure, il n'en fait pas mention dans le texte et ne paraît pas l'avoir remarqué. La coquille est figurée symétrique dans un dessin à part.

En 1873, Langerhans (**53**) considère également le diverticule gauche comme l'ébauche du foie, celui de droite n'étant qu'un petit cul-de-sac sans importance ; ses recherches portent sur l'*Æolis peregrina*, et sur quelques autres Opisthobranches.

En 1875, R. Lankester (**54**) figure ces deux lobes endodermiques dans le genre *Polycera* ; il les considère comme des masses vitellines résiduelles.

Trinchese (**91**) décrit en 1880 d'une manière très précise l'organisation de plusieurs larves véligères d'Æolidiens (*Amphorina*, *Favorinus*, *Doto*, *Janus*, *Ercolania*); il figure chez tous deux diverticules stomacaux, d'abord symétriques dans les larves les plus jeunes, et les considère comme des sacs nutritifs, renfermant des réserves utilisées pour l'accroissement de l'embryon (1). Il n'indique pas le rôle de ces organes dans le développement du foie.

Tels sont les principaux faits connus concernant le développement du foie : les auteurs ne s'accordent pas sur la question de savoir si l'ébauche du foie est simple ou double ; en outre les transformations des diverticules endodermiques n'ont jamais été établies d'une façon précise depuis l'embryon jusqu'à l'adulte, les travaux de Nordmann et de Schultze étant très obscurs à ce point de vue.

2° *Développement depuis l'éclosion jusqu'à l'état adulte.* Il est à peu près impossible de faire transformer les larves écloses, car leur réserve nutritive est complètement épuisée : il faut rechercher les formes libres au milieu des touffes d'Hydraires où sont attachées les pontes : j'ai pu me procurer de la sorte quelques stades intéressants. Le plus jeune (fig. 64) possède encore le vélum et la coquille,

(1) Trinchese figure aussi quelques coquilles, qui sont sénestres ; il représente le muscle columellaire avec des striations transversales ; j'ai également observé cette striation, qui se voit assez facilement sur l'animal vivant.

il est pourvu d'une radule et de deux yeux ; par suite d'une nutrition abondante, la masse des viscères a rempli la coquille, et est devenue complètement opaque, de sorte que l'étude ne peut se faire facilement qu'au moyen des coupes. Au point de vue du foie, ce stade diffère peu du précédent : le lobe gauche s'est beaucoup développé ; le lobe droit a également augmenté d'importance ; les rapports des différentes parties entre elles sont toujours les mêmes.

Au stade suivant, qui est le stade planariforme (fig. 65), la coquille a disparu, et la masse viscérale ne fait plus saillie ; l'animal ne possède encore ni tentacules ni papilles dorsales. Le tube digestif est déjà très modifié : l'œsophage s'est considérablement élargi (fig. 65, *x*), de sorte que toute délimitation avec l'estomac a disparu : la place de ce dernier *e* n'est plus indiquée que par les deux orifices hépatiques situés à droite et à gauche. Le lobe droit est maintenant assez volumineux ; le lobe gauche est énorme, et s'étend dans toute la région moyenne et postérieure du corps : les cellules qui le revêtent sont encore toutes semblables : ce sont de grosses cellules hépatiques ciliées.

La fig. 66 représente un stade un peu plus avancé, caractérisé par une paire de rhinophores ; il n'y a pas encore trace de papilles dorsales. A ce stade, l'animal est devenu assez transparent, et j'ai pu distinguer sur le vivant la dilatation œsophagienne *x* qui sert maintenant d'estomac, et les deux lobes du foie *f f'*.

Un peu plus tard (fig. 67) l'animal possède, outre la paire de rhinophores, une paire de papilles dorsales bien développées, *p p'*, contenant une paire de cœcums hépatiques issus du lobe gauche et du lobe droit du foie. Une deuxième paire de papilles *q q'* commence à apparaître en arrière : mais les cœcums qu'elles contiennent proviennent tous deux du prolongement postérieur du lobe hépatique gauche. On voit également le rudiment de la troisième papille gauche *r*. A ce moment le revêtement cellulaire des lobes hépatiques est encore absolument uniforme ; mais un peu plus tard, la portion effilée *f* du lobe gauche comprise entre les deux premières paires de papilles dorsales perd le caractère glandulaire ; les cellules deviennent columnaires, et ressemblent alors aux cellules qui revêtent l'estomac : il en résulte que toute la région postérieure du

lobe gauche devient indépendante de la région antérieure et paraît s'ouvrir dans l'estomac par un canal hépatique spécial.

Les modifications suivantes sont peu importantes : elles consistent dans l'adjonction de nouvelles papilles dont les unes s'intercalent entre les paires déjà constituées, tandis que d'autres se développent en arrière. Entre la première et la deuxième paire, on voit se former successivement deux paires de papilles qui se mettent en rapport avec des cœcums hépatiques. Chez l'adulte, on trouve donc, en avant de l'orifice anal, trois paires de papilles : les trois du côté droit contiennent des diverticules du lobe droit du foie : les trois papilles du côté gauche sont en rapport avec des cœcums hépatiques issus de la partie antérieure du lobe hépatique gauche. En arrière de l'orifice anal, on trouve une deuxième série de papilles constituée par la deuxième paire qui s'est développée chez le jeune et par d'autres papilles formées immédiatement en arrière ; mais toutes ces paires de papilles situées en arrière de l'anus dépendent exclusivement du lobe gauche du foie.

Pendant ces transformations, les renflements situés à la base des papilles antérieures, et correspondant aux lobes hépatiques de l'embryon (fig. 67, α, x) se sont atténués graduellement, de sorte que la portion qui était sécrétante chez le jeune s'est transformée en un canal excréteur : la portion sécrétante du foie de l'adulte ne correspond donc pas absolument à celle du jeune : elle s'est constituée par des évaginations des lobes hépatiques de la larve. Ce mode de division du foie en lobules est un peu particulier et mérite d'être signalé.

Ces faits nous montrent que le foie des Nudibranches est rigoureusement homologue de celui des autres Mollusques : les cœcums qui pénètrent dans les papilles dorsales ne sont pas, comme l'ont supposé Vogt et Yung, des prolongements glandulaires de l'intestin remplaçant le foie absent : ce sont, comme R. Bergh (5) l'a admis, les lobules dissociés d'un foie qui présente dans le jeune âge une conformation tout à fait normale. On voit de plus que les deux lobes du foie ne se divisent pas symétriquement dans les papilles dorsales : sur ce point, je suis en désaccord avec Gegenbaur (34) : cet auteur figure (page 498) un jeune individu d'*Æolis* dont l'intestin s'ouvre au dehors sur la ligne médiane et en arrière de l'estomac, entre deux rangées de papilles dorsales : celles-ci con-

tiennent des cœcums hépatiques qui se réunissent à deux canaux hépatiques symétriques débouchant à droite et à gauche de l'estomac.

L'étude des genres *Paludina* et *Æolis* montre que le foie est assez variable chez l'adulte ; l'estomac de l'adulte ne correspond pas toujours à celui de l'embryon ; mais dans les premiers stades du développement, les deux cas étudiés présentent de remarquables analogies entre eux et avec les Lamellibranches, et nous pouvons dès maintenant considérer comme acquis les points suivants :

1° L'ébauche du foie des Gastéropodes est constituée à un certain moment par deux lobes symétriques.

2° Ces deux lobes sont deux diverticules endodermiques qui se forment à droite et à gauche de l'archentéron et qui, dans les cas typiques, se développent par un processus normal d'évagination.

3° La région moyenne de l'archentéron se renfle pour constituer l'estomac larvaire, où débouchent les deux lobes du foie.

La forme de l'estomac larvaire est assez constante, car l'œsophage y aboutit sur la face dorsale ; les orifices hépatiques se trouvent généralement dans sa région antérieure ; l'estomac larvaire est d'ordinaire nettement distinct de l'œsophage et de l'intestin. Je désignerai souvent, par la suite, sous le nom de *progastre* ou d'*estomac primitif*, cet estomac larvaire qui présente une grande généralité, et dont la définition morphologique est très nette : il m'arrivera quelquefois, pour la commodité du langage, d'appeler *cardia* le point où l'œsophage s'ouvre dans le progastre, et *pylore* la région où commence l'intestin ; je réserverai le nom d'*œsophage* à la portion antérieure grêle du tube digestif. Cette notion morphologique d'estomac primitif était, je crois, nécessaire, car la région appelée estomac chez l'adulte correspond généralement à une conception physiologique : on entend d'ordinaire par ce mot le renflement où les aliments subissent l'action des liquides digestifs : j'ai montré que chez la Paludine cet estomac est une transformation directe de celui de la larve, tandis que chez l'*Æolis* il est formé en partie par le progastre, et en partie par la région postérieure renflée de l'œsophage : ainsi s'expliquent les divergences des auteurs en ce qui concerne la position des orifices hépatiques.

Ayant établi la constitution morphologique du foie chez les Gastéropodes, je vais examiner les variations que présentent la disposition et le développement de cet organe dans les différents cas que j'ai pu étudier.

III.

ÉTUDE DES PRINCIPALES MODIFICATIONS DU FOIE DANS LA SÉRIE DES GASTÉROPODES.

3. SCUTIBRANCHES

Neritina fluviatilis. Les principaux travaux sur le tube digestif des Néritines sont ceux de Moquin-Tandon (68) en 1855 et de Claparède (17) en 1857. D'après le premier auteur, l'estomac est un simple renflement du tube digestif. Pour Claparède l'estomac est pourvu d'un prolongement en cul-de-sac ; l'ouverture hépatique est unique et située non loin du cardia ; dans les embryons, les granulations vitellines forment deux masses plus ou moins distinctes, qui sont les ébauches du foie et de l'estomac.

Dans le genre *Nerita*, Quoy et Gaymard (76) décrivent le tube digestif comme un tube régulièrement calibré. Ces auteurs n'indiquent pas le nom de l'espèce qu'ils ont étudiée : c'est probablement, comme le fait remarquer R. Bergh (1), le *Nerita albicilla* Lmk. Dans le travail en question, R. Bergh décrit au contraire un estomac normalement conformé chez le *Nerita peloronta* L. et le *N. pulligera* Lmk.

D'après mes observations, l'embryon véligère possède deux lobes endodermiques égaux et symétriques, ainsi que le montre la fig. 1 de la Pl. IX, représentant une section de l'estomac par le plan indiqué par deux flèches sur la fig. 2. Les deux lobes hépatiques *f f'* communiquent très largement avec l'estomac : les parois de celui-ci *e e* sont réduites dans le bas de la figure à une simple crête de cellules cylindriques. Dans la fig. 2 j'ai supposé le lobe droit du foie enlevé, de manière à laisser voir sa très large ouverture *h'* dans l'estomac.

(1) R. Bergh, Die Titiscanien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 16, 1890.

Celui-ci présente un cœcum *c* assez développé ; l'œsophage *œ* n'arrive pas exactement entre les deux lobes du foie, mais plus près du lobe gauche. Sur le vivant on distingue facilement les deux lobes, sous la forme de deux masses vitellines séparées par du pigment : l'estomac situé entre ces deux masses est complètement invisible : c'est pourquoi il a échappé à CLAPARÈDE, qui a considéré l'une de ces masses comme le foie, et l'autre comme l'estomac.

Par la suite, ces rapports se modifient très peu : dans la figure 3, qui représente l'estomac d'une jeune Néritine (1) possédant déjà les caractères extérieurs de l'adulte, j'ai représenté les rapports du foie avec l'estomac : la déviation de l'œsophage vers la gauche s'est encore accentuée, de sorte que le lobe gauche du foie semble s'ouvrir dans la portion terminale de l'œsophage : cette circonstance explique comment cette partie du foie a pu échapper à CLAPARÈDE. Le canal hépatique gauche *h* se divise en deux canaux à peu de distance de son point d'arrivée dans le tube digestif. L'orifice hépatique droit *h'* est situé près du cardia, comme l'indique CLAPARÈDE ; le cul-de-sac *c* s'est beaucoup accentué. Les figures 2 et 3 sont orientées de même, et les comparaisons sont faciles. L'adulte présente les mêmes dispositions que cet individu jeune.

On voit que dans cet exemple l'estomac de l'adulte est une transformation directe du progastre, et que les deux lobes hépatiques, égaux en importance, s'ouvrent tout près du cardia.

Fissurella gibba. Ces dispositions anatomiques ne sont pas absolument constantes chez les Scutibranches adultes : d'après BOUTAN (12) le foie de la Fissurelle est divisé en deux lobes qui déversent séparément leurs produits dans l'estomac, au voisinage de l'orifice œsophagien.

Je n'ai pas observé cette disposition dans le *Fissurella gibba* provenant de Guéthary : tout près du cardia on distingue trois larges orifices hépatiques (fig. 4, *h h h*) : je n'ai malheureusement pas pu suivre le développement du foie, et je ne sais pas comment ces trois lobes de l'adulte dérivent des deux lobes que l'on retrouverait sûrement dans la larve ; mais il est probable que la division en deux du lobe gauche, indiquée chez la Neritine, s'est beaucoup plus accen-

(1) Cette figure a été dessinée d'après une reconstitution en relief.

tuée chez la Fissurelle, et qu'il s'est constitué trois canaux hépatiques par un processus analogue à celui que j'ai décrit chez l'*Æolis*.

Dans un exemplaire d'*Emarginula fissura* provenant de Saint-Waast, j'ai reconnu une disposition à peu près identique (fig. 5) : l'estomac est seulement un peu plus globuleux. Dans ces deux espèces l'estomac a sensiblement la même forme que chez la Néritine, mais le cœcum stomacal est moins développé.

L'Haliotide, d'après Wegmann (**95**), présente la disposition suivante : le foie peut être considéré comme constitué par deux masses distinctes : l'une s'ouvre dans l'estomac par une large fente ; l'autre débouche du côté opposé par deux orifices rapprochés. Le cœcum de l'estomac est très allongé et enroulé en spirale.

J'ai examiné la conformation du foie et de l'estomac dans des exemplaires de *Monodonta crassa* Pulteney, provenant de Lannion. L'œsophage (fig. 6, *œ*) s'ouvre dans un enfoncement de l'estomac par un orifice assez étroit entouré d'une lèvre circulaire légèrement en saillie ; tout près de cet orifice se trouve l'ouverture *h* d'un des deux canaux hépatiques, logée entre deux crêtes saillantes qui se prolongent jusque dans le cœcum à peine enroulé en spirale ; l'autre orifice hépatique *h'* s'ouvre assez loin, dans un prolongement de la cavité stomacale. Les canaux excréteurs du foie sont très longs ; on les suit assez loin dans la masse du foie. La limite entre l'estomac et l'intestin est bien tranchée ; toute la région pylorique de l'estomac est munie de nombreuses crêtes saillantes. Les rapports du foie avec l'estomac sont donc sensiblement les mêmes que chez la Néritine : en retournant la fig. 6 pour avoir la même orientation, on obtiendrait presque exactement la fig. 3 ; chez le Monodonte l'orifice hépatique situé près de l'orifice œsophagien présente même un étranglement en son milieu, par suite d'une tendance à la division, comme chez la Néritine.

Dans le groupe de Docoglosses, les relations sont beaucoup moins claires. Chez l'*Acmœa virginea* (fig. 7) j'ai constaté que le foie ne présente qu'un seul orifice assez vaste *h*, légèrement étranglé en son milieu. Le revêtement cellulaire hépatique arrive jusqu'au contact de l'estomac (fig. 8) ; on peut cependant distinguer sur un modèle en relief que j'ai exécuté une division de la masse hépatique en deux lobes inégaux, le plus grand se divisant lui-même en deux masses principales ; mais cette disposition, d'ailleurs assez vague, ne

correspond peut-être à rien de réel. L'orifice hépatique est situé latéralement par rapport au plan de symétrie de l'estomac. Celui-ci présente à peu près la même forme que chez les types précédents ; seulement il est beaucoup plus allongé, et subit une forte courbure ; le cœcum de l'estomac *c* est moins développé, mais encore bien reconnaissable. La transition entre l'estomac et l'œsophage est brusque : le calibre de ces deux organes est très différent ; le cardia est entouré par une lèvre circulaire formant saillie. La section de l'œsophage est presque triangulaire. La fig. 8 représente une section pratiquée suivant le plan indiqué par les flèches sur la fig. 7 : on voit que le foie en position s'ouvre dorsalement dans l'estomac.

Chez l'*Helcion pellucidum* l'orifice hépatique a presque la même conformation que dans le cas précédent (fig. 9, *h*) ; l'examen des coupes montre une division de la masse hépatique en deux lobes principaux. La forme de l'estomac est un peu modifiée par quelques circonvolutions que l'on remarque constamment dans sa région antérieure. L'œsophage, bien distinct de l'estomac, présente à l'intérieur quatre replis longitudinaux qui cessent brusquement à l'orifice cardiaque. L'estomac est très long, probablement en vertu du régime phytophage ; après avoir décrit un tour entier, il se rétrécit graduellement et passe insensiblement à l'intestin.

Le tube digestif du genre *Patella* a été décrit par Cuvier (**20**), mais d'une façon très sommaire ; les rapports du foie avec l'estomac ne sont pas indiqués. Wegmann (**96**) a étudié depuis cette question avec plus de détails : l'œsophage présente des replis longitudinaux qui cessent brusquement au niveau de l'estomac ; une crête saillante s'enfonce dans l'orifice hépatique. Je me suis assuré de l'exactitude de la description de Wegmann en examinant le *Patella tarentina*. La conformation du foie est presque identiquement la même que dans le genre *Helcion*. L'orifice hépatique est unique, mais la crête épithéliale partant d'un de ses bords est peut-être l'indice d'une duplicité primitive ; la masse du foie se divise d'ailleurs en deux lobes. Dans sa région antérieure, l'estomac est contourné comme celui d'*Helcion* ; il diminue graduellement de calibre en arrière, sans qu'on puisse dire exactement où commence l'intestin. L'orifice œsophagien fait saillie dans l'estomac, et l'ouverture du foie est située au voisinage.

Les documents embryologiques nous font défaut pour savoir si le

foie des Docoglosses représente un seul des lobes hépatiques de l'embryon, ou bien la réunion des deux lobes : le mémoire de PATTEN (72) sur le développement de la Patelle ne concerne, en effet, que des stades très jeunes.

En résumé, le foie présente une certaine variabilité chez les Scutibranches : dans les types que l'on s'accorde à ranger parmi les plus primitifs (*Fissurella*, *Emarginula*), le nombre des orifices hépatiques tend à se multiplier : on en compte trois : ce cas doit être rapproché de celui des Æolidiens, et aussi celui des Acéphales, chez lesquels le nombre deux est également dépassé.

Dans les formes très enroulées (*Monodonta*, *Neritina*), la symétrie du foie est beaucoup mieux conservée : il existe deux orifices hépatiques correspondant aux deux lobes de l'embryon (*Neritina*).

Chez tous les Scutibranches, les orifices hépatiques restent voisins du cardia : ils ne subissent pas de déplacement longitudinal : à ce point de vue, la symétrie du tube digestif n'est donc pas trop altérée par la torsion (1).

L'estomac provient directement du progastre : ce n'est pas une simple dilatation du tube digestif ; mais il existe toujours près du cardia un cœcum stomacal plus ou moins développé, parfois même enroulé en spirale.

4. PECTINIBRANCHES TÆNIOGLOSSES.

La disposition symétrique qui s'observe chez certains Scutibranches (*Neritina*, *Monodonta*, etc.) se retrouve encore chez quelques Tænioglosses, parmi lesquels il faut citer en première ligne la

(1) On sait que cette symétrie se retrouve dans tous les organes à l'état larvaire. Chez la Fissurelle, BOUTAN (12) a figuré des embryons dont le manteau présente, suivant l'expression de cet auteur, une disposition anormale : la cavité palléale est située en effet du même côté que le pied : elle est ventrale au lieu d'être dorsale. Je crois que cette anomalie n'est qu'apparente et qu'elle s'explique parfaitement par la comparaison avec le stade correspondant de la Paludine (Pl. x, fig. 12), ou de la Patelle d'après PATTEN (72) qui possèdent à ce moment une cavité palléale ventrale ; c'est un stade déjà connu dans différents ordres de Gastéropodes, et que l'on retrouvera certainement chez toutes les formes à embryogénie explicite. Bientôt, après une rotation de 180° vers la droite, la cavité palléale devient dorsale ; mais cette disposition n'est pas primitive ; au contraire, la situation d'abord ventrale de la cavité palléale est primitive, et très importante pour l'interprétation morphologique du type Gastéropode.

Valvée, genre aberrant qui se rapproche par beaucoup de caractères des Tænioglosses, mais qui se comporte à certains points de vue comme les Scutibranches. L'appareil digestif de l'adulte a été décrit par F. Bernard (6) en 1890 : il résulte des figures de cet auteur que l'estomac rappelle beaucoup par sa forme celui de la Néritine : il existe un cœcum stomacal très développé, et deux orifices hépatiques distincts, sur les côtés de l'estomac, au voisinage du cardia : il y a deux lobes hépatiques formant deux masses séparées par l'estomac.

La fig. 10 de la pl. IX représente un embryon de *Valvata piscinalis* encore contenu dans la ponte : il a une coquille presque exactement symétrique ; dans le tortillon, on distingue aisément deux masses vitellines *f f* absolument symétriques, qui donneront naissance au foie.

Je n'ai pas représenté les rapports du foie et de l'estomac, car ils sont identiquement les mêmes que chez la Néritine : les deux lobes endodermiques s'ouvrent d'abord très largement dans un estomac réduit comme chez la Néritine à deux minces bandes de cellules situées dorsalement et ventralement.

En général, le foie et l'estomac chez les Tænioglosses perdent leur symétrie à l'état adulte. La symétrie peut être troublée de deux manières différentes : dans un certain nombre de types, nous verrons un des lobes du foie s'atrophier et même disparaître complètement ; dans d'autres formes, les deux lobes du foie ont la même importance ; mais ils se logent dans le tortillon à des hauteurs différentes, et par suite les deux orifices hépatiques se déplacent dans le sens de la longueur et s'écartent l'un de l'autre. Je vais examiner d'abord les formes de la première série.

Dans le genre *Littorina*, l'asymétrie des lobes hépatiques se manifeste de bonne heure, ainsi qu'il est facile de le constater sur les embryons de *Littorina obtusata* (pl. XI, fig. 26, *f f'*). La torsion du tube digestif est assez rapide, et le lobe droit du foie, le plus petit des deux, est fortement dévié du côté dorsal. La fig. 25, qui représente une section à travers le foie d'un très jeune exemplaire de *Littorina neritoidea* ayant moins de 1^{mm} de long, montre également les deux lobes du foie *f f'* s'ouvrant séparément dans l'estomac *e*. Plus tard, la différence de taille entre les deux lobes tend à s'atténuer : chez le *Littorina neritoidea* adulte, ces lobes sont à peu

près équivalents ; ils se logent tous deux dans le tortillon, où ils remontent aussi haut l'un que l'autre ; ils sont d'ailleurs en contact, et leurs lobules respectifs s'intriquent très légèrement. Les deux orifices hépatiques ont exactement la même position que dans les genres *Monodonta* et *Nerilina* : l'un d'eux est très rapproché du cardia ; l'autre en est placé à une certaine distance, et du même côté que chez ces Scutibranches. La fig. 24 rend compte de ces particularités : elle représente l'estomac de cette espèce, ouvert pour montrer les deux orifices hépatiques. Le cœcum stomacal est très vaste ; la paroi de l'estomac est lisse à l'extérieur ; à l'intérieur l'épithélium est plus épais par place, et montre des crêtes saillantes en petit nombre.

Chez le *Littorina littorea*, la conformation de l'estomac et des orifices hépatiques est à peu près la même ; elle a été décrite très exactement par Souleyet (24). Dans cette espèce les deux lobes du foie sont tellement intriqués qu'on ne peut pas les séparer par la dissection. Le cœcum stomacal est plus allongé que celui de l'espèce précédente.

Chez le *Calyptræa sinensis*, la réduction du lobe droit est sensible aussi bien chez l'adulte que chez l'embryon. Les exemplaires que j'ai étudiés proviennent du bassin d'Arcachon ; j'ai pu recueillir en même temps des embryons de cette espèce. La ponte a été bien décrite par Audouin et Milne-Edwards (1) ; mais la position qu'ils indiquent (sous le pied) n'est pas exacte : les œufs se trouvent en réalité, ainsi qu'on peut le constater en brisant la coquille où est attaché l'animal, sous le muffle, qui est aplati et foliacé. Comme les documents sur l'histoire de la Calyptrée sont encore peu nombreux, j'ai figuré (fig. 27) l'animal vu par la face pédieuse, avec la ponte *s*. Celle-ci se compose d'un certain nombre (15-20) de sacs triangulaires, s'attachant par leur pointe effilée (fig. 28, *a*) à la coquille qui sert de substratum à la Calyptrée : à Arcachon cet animal était fixé sur la face interne des valves de *Cardium edule*. Tous les sacs ovigères sont attachés à peu près au même point sur le substratum ; chacun d'eux contient 10-15 œufs opaques, d'un blanc légèrement teinté d'orangé.

(1) Audouin et Milne-Edwards, Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, vol. 1, p. 133. 1832.

L'embryon sur le point d'éclore (fig. 29) possède deux lobes hépatiques inégaux ; le lobe principal *f* est ventral ; le plus petit *f'* est du côté droit et dorsalement. Le tube digestif de cet embryon est représenté à part (pl. XII, fig. 30) ; le petit lobe du foie a été enlevé pour mieux montrer la forme de l'estomac ; son orifice *h'* est seul figuré.

Dans un jeune individu, reconstitué au moyen de coupes, on observe sur la face inférieure de l'estomac deux orifices hépatiques (fig. 31, *h h'*) placés de part et d'autre de l'orifice œsophagien *œ* : le plus petit *h'* correspond au petit lobe du foie (fig. 32, *f'*) ; l'autre *h*, de forme allongée, déverse la sécrétion hépatique du grand lobe *f*. Ce dernier est constitué par des lobules assez dissociés, groupés en deux masses principales ; la masse antérieure est séparée par l'œsophage de la masse postérieure. La comparaison avec l'état embryonnaire est facile, et bien que je n'aie pas observé de stades intermédiaires, il me paraît très vraisemblable que le grand et le petit lobe de l'adulte proviennent du grand et du petit lobe de l'embryon. La Calyptrée possède donc deux lobes hépatiques inégaux débouchant dans l'estomac au voisinage du cardia.

Les faits connus antérieurement au sujet de la Calyptrée sont les suivants : SALENSKY (80) a étudié en 1872 le développement d'un certain nombre de Prosobranches, parmi lesquels était le *Calyptræa sinensis* : les œufs sont déposés sous le pied ; l'origine de l'estomac et ses rapports avec le vitellus ne sont pas traités ; les figures très peu détaillées ne représentent pas le tube digestif : le vitellus est dessiné comme une masse unique.

Plusieurs auteurs ont étudié l'organisation de l'adulte. D'après le travail de DESHAYES (21) remontant à 1824, le foie est formé par un seul lobe assez grand ; les canaux biliaires se réunissent en un seul tronc qui aboutit dans l'intestin immédiatement en arrière de l'estomac.

DESLONCHAMPS (22) dans un travail publié en 1825, n'est pas très affirmatif en ce qui concerne le foie : pour lui, un des canaux biliaires s'ouvre dans l'intestin, au-dessous de l'estomac.

En 1835, OWEN (71) décrit l'estomac comme un organe de forme globulaire entouré par les granulations du foie, et recevant la bile par plusieurs orifices. On voit qu'OWEN est en désaccord avec les

auteurs précédents, et que sa description s'approche beaucoup de celle que j'ai donnée plus haut.

L'organisation de la Calyptrée étant mal connue, je crois utile d'indiquer ici quelques remarques que j'ai faites : dans tous les individus examinés, au nombre d'une quinzaine, j'ai trouvé en arrière du tentacule oculaire un autre tentacule beaucoup plus grêle (fig. 27). Le long de la branchie il existe un organe de couleur brune et présentant des renflements ; dans chaque renflement on trouve un ganglion nerveux très développé : je considère cet organe comme l'homologue de l'organe de Spengel des autres Prosobranches : il ressemble beaucoup en particulier à celui du *Natica monilifera*.

Chez le *Bithinia tentaculata*, le foie se présente, chez les jeunes individus encore contenus dans l'œuf, sous la forme de deux lobes très inégaux (Pl. x, fig. 17, *f f'*), mais s'ouvrant dans l'estomac par des orifices disposés à peu près symétriquement et non loin de l'orifice de l'œsodhage. Le petit lobe *f'* est situé à droite et un peu ventralement ; le grand lobe *f* débouche à gauche : il se prolonge très en avant dans la région céphalique en passant à gauche et au-dessus de l'œsophage. Je considère ces deux lobes, à cause de leurs orifices symétriques, comme les équivalents des lobes droit et gauche du foie ; mais il y a quelque difficulté à savoir quel est le lobe droit et quel est le lobe gauche : comme le progastre est généralement convexe du côté ventral, et concave du côté dorsal, le petit lobe des *Bithinia* est probablement le lobe droit, et le gros lobe, le lobe gauche ; mais dans cette hypothèse il faut admettre que l'estomac a subi une torsion d'un peu moins de 90° en sens inverse de la torsion que l'on observe habituellement. La considération des stades plus jeunes n'éclaircit guère la question : il se produit une torsion précoce et tellement variable d'un individu à l'autre qu'il est à peu près impossible de suivre les lobes dans leur déplacement ; la présence d'une grande quantité de vitellus peut d'ailleurs troubler la symétrie, comme nous le verrons plus tard à propos de l'Aplysie. Par comparaison avec la Paludine qui n'est pas très éloignée de la Bithinie, j'admettrai que le grand lobe correspond au diverticule gauche, et le petit lobe au diverticule droit de l'archentéron.

Sarasin (81) a déjà observé en 1882 la position des lobes hépatiques des *Bithinia* : il les appelle lobe antérieur et lobe postérieur et ne paraît pas les considérer comme des formations morphologi-

quement symétriques. Il indique en outre de quelle manière ces formations dérivent des feuillets germinatifs, et voici les résultats qu'il obtient : les cellules endodermiques étant très volumineuses, il se forme une gastrula par un processus intermédiaire entre l'embolie et l'épibolie; bientôt l'ectoderme entoure complètement l'endoderme. Les cellules endodermiques fournissent seules le foie : le reste du tube digestif serait tout entier d'origine ectodermique : il est produit par une masse ectodermique en rapport avec le stomodæum ; l'endoderme se divise en deux lobes, l'un ventral, l'autre dorsal, qui se creusent et se mettent en communication avec le tube digestif. Sarasin a remarqué que ces deux lobes s'ouvrent dans une région dilatée du tube digestif. Plus tard, les deux orifices se rapprochent, et peuvent parfois se confondre.

Dans une note parue en 1891, v. Erlanger (26) contredit Sarasin sur plusieurs points : tout l'intestin moyen (estomac, foie) provient de l'endoderme : celui-ci présente toujours une cavité : il résulte donc du travail de v. Erlanger que le foie se développe chez la Bithinie par un processus qui doit différer très peu de celui que j'ai décrit chez la Paludine.

L'estomac du *Bithinia tentaculata* adulte est représenté dans la fig. 18; les deux orifices hépatiques *h h* sont très voisins ; l'estomac présente un étranglement entre les orifices hépatiques et la naissance de l'intestin ; le cœcum de l'estomac est normalement développé.

Le *Vermetus* doit probablement être placé ici au point de vue de la constitution du foie. D'après un travail de Lacaze-Duthiers (51) publié en 1860, les deux lobes hépatiques sont très inégaux : le plus grand s'ouvre dans l'estomac tout près de l'orifice œsophagien; l'orifice du petit lobe se trouve à l'opposé, tout près de la naissance de l'intestin ; cet écartement des orifices hépatiques résulte probablement de l'étirement considérable du corps de l'animal : les deux lobes hépatiques sont en effet disposés de part et d'autre de l'estomac. L'estomac ovoïde est muni d'un cœcum disposé comme celui de la Bithinie ; vers le milieu il montre un léger étranglement.

Lacaze-Duthiers décrit aussi dans son travail le développement du foie : il le fait dériver du vitellus de l'embryon, et insiste avec raison sur l'importance du fait, qu'il espère voir se généraliser par des recherches ultérieures sur d'autres formes de Mollusques.

Chez le *Cyclostoma elegans*, d'après le travail de GARNAULT (**33**) publié en 1887, l'estomac est muni d'un long cœcum assez anfractueux. Près du cardia débouchent deux lobes hépatiques : l'un d'eux est volumineux ; l'autre est très réduit.

Le cas du Cyclostome nous mène à celui de la Paludine, étudiée antérieurement, et chez laquelle le lobe droit a complètement disparu. Signalons ici une particularité intéressante : dans cette forme, dont l'anatomie est si aberrante à tant de points de vue, l'estomac ne présente pas non plus la structure normale : le cœcum de l'estomac, très développé dans tous les types voisins, lui fait complètement défaut ; en outre, le grand intervalle qui existe entre l'orifice hépatique et le cardia est également anormal dans ce groupe de Gastéropodes.

Il existe plusieurs Tænioglosses chez lesquels un seul lobe hépatique subsiste à l'état adulte, comme chez la Paludine : le *Rissoa membranacea* en est un exemple. J'ai pu examiner les embryons de cet animal. La ponte (pl. XI, fig. 22) se trouve, sur les Zostères, dans le bassin d'Arcachon : elle est en forme de verre de montre, et adhère à la plante par le pourtour ; son diamètre est d'environ $1^{mm}.5$. Les œufs, libres à l'intérieur, et au nombre d'une centaine, sont mis en liberté par une ouverture en forme d'amande qui se produit au centre de la calotte. Ces pontes s'obtiennent facilement en captivité.

Les plus jeunes embryons que j'ai examinés (fig. 21) sont à peu près symétriques ; l'anus *a* offre la même disposition que chez la Paludine : il est ventral et médian, ou à peine dévié vers la droite : je n'ai pu étudier leur organisation interne. Au moment de l'éclosion (fig. 20), les deux lobes hépatiques sont très inégaux ; ils occupent la même position que chez la Littorine et chez la Calyptrée : celui de gauche *f*, situé ventralement, s'est développé considérablement ; celui de droite *f'* est situé du côté droit et dorsalement : il est rudimentaire. L'examen de l'adulte montre dans l'estomac un seul orifice hépatique (fig. 23, *h*) situé près du cardia. Le foie débouche directement dans l'estomac par un canal excréteur très court ; un cœcum assez allongé prolonge la cavité de l'estomac ; de l'autre côté, on remarque un étranglement qui rappelle celui que j'ai figuré chez la Bithinie.

Dans la famille des Mélaniens, j'ai examiné le *Pachychilus lacustris*, provenant du Guatémala. L'estomac (pl. x, fig. 19) est une poche très spacieuse, divisée en deux parties inégales par un fort étranglement. Le foie et l'œsophage débouchent dans le compartiment le plus grand, qui se prolonge par un cœcum *c* bien développé. L'orifice hépatique unique *h* est situé près de l'orifice de l'œsophage *œ*. La surface de l'estomac est très compliquée; une saillie en forme de selle supporte une lame cornée ; l'intestin *i* part de l'extrémité du petit compartiment. Il est difficile de dire dans le cas présent où commence exactement l'intestin : en effet, le petit compartiment de l'estomac, qui est conique, dépend peut-être en partie ou en totalité de l'intestin.

Un très jeune *Semisinus ruginosus*, long de 1mm.5, m'a montré la même conformation générale. Les Mélaniens ne possèdent donc qu'un seul lobe hépatique.

J'ai fait la même constatation sur le *Cerithium scabrum*, des côtes de Bretagne.

Dans une autre série de Tænioglosses, que je vais examiner maintenant, les deux orifices hépatiques ont sensiblement la même grandeur ; mais ils s'éloignent l'un de l'autre dans le sens longitudinal ; l'un d'eux reste dans la région antérieure de l'estomac ; mais l'autre se dirige vers la région postérieure ; le premier correspond au lobe du foie logé dans le fond du tortillon ; le second correspond à l'autre lobe du foie situé moins profondément. Cette disposition est très nette chez les genres *Natica*, *Ranella*, *Cassidaria* ; nous la retrouverons aussi chez certaines formes de Rhachiglosses.

Dans le genre *Trivia*, la conformation que je vais décrire ne réalise ce type que d'une manière incomplète : chez le *Trivia europæa* (pl. XII, fig. 33), l'œsophage s'élargit graduellement pour former l'estomac, de sorte qu'il est difficile de délimiter ces deux parties : il n'y a donc pas de cœcum stomacal. Les deux lobes hépatiques s'ouvrent en deux points *h h* assez éloignés l'un de l'autre ; les canaux biliaires sont assez allongés et se prolongent très avant dans la masse du foie en s'y divisant. L'intestin *i* commence après une incurvation brusque de l'estomac ; celui-ci est un tube en forme d'U, dont le diamètre ne dépasse guère le double de celui de l'œsophage et de l'intestin. Dans ce type, le déplacement longitudinal

des canaux hépatiques est donc très sensible ; mais l'estomac n'a pas une forme bien nette.

D'après Delle Chiaje (74), chez le *Cypræa lurida*, on observerait deux canaux excréteurs débouchant dans l'estomac par un seul orifice.

B. Haller (36), a récemment décrit l'anatomie du *Cypræa testudinaria* ; la figure qu'il donne de l'estomac s'accorde bien avec la mienne ; mais il ne décrit qu'un canal hépatique : une fois seulement, il en a observé un deuxième, très grêle.

On voit que l'anatomie des Cypræidés présente des caractères aberrants : leur système nerveux montre une structure très particulière ; les rapports du foie et de l'estomac ne rentrent pas non plus dans les cas normaux.

Dans le genre *Ampullaria*, dont la position systématique n'est pas exactement établie. les orifices hépatiques ont à peu près la même disposition. De Blainville (8) en 1822 décrit un seul canal excréteur du foie, débouchant dans l'estomac. Suivant Troschel (1845) le foie s'ouvre dans l'estomac et dans l'intestin par un grand nombre de canaux. Bouvier (13) a montré récemment qu'il existe en réalité deux gros canaux hépatiques situés à une certaine distance l'un de l'autre ; ils s'ouvrent dans l'estomac à des niveaux différents.

Semper (87), dans un travail sur le développement de l'*Ampullaria polita*, a établi que le foie se forme aux dépens de la masse vitelline : le foie est bientôt divisé en deux parties par l'estomac : celui-ci n'est pas nettement distinct du foie comme chez l'adulte, mais on ne peut pas l'en séparer sans déchirure. Il résulte des observations de cet auteur que l'origine du foie est double : les deux canaux hépatiques de l'*Ampullaria* adulte correspondent donc bien à deux lobes distincts.

L'écartement des deux orifices hépatiques est beaucoup plus sensible chez le *Chenopus pes pelecani* (fig. 35). L'œsophage débouche dans l'estomac au voisinage d'un des deux orifices hépatiques *h*. A l'autre extrémité de la poche stomacale, on trouve le deuxième orifice hépatique *h'*. A l'estomac fait suite un canal dont la cavité est incomplètement divisée en deux par une crête saillante longitudinale ; on trouve ensuite l'intestin *i* présentant son calibre normal.

Dans le genre *Pterocera*, d'après Huxley (1), il existe également deux larges canaux hépatiques.

Chez le *Ranella gigantea* (pl. xii, fig. 37), la disposition dont j'ai parlé plus haut se trouve parfaitement réalisée. Les deux lobes hépatiques y sont tellement entrelacés qu'on ne peut pas les séparer par la dissection ; mais on distingue très facilement, en ouvrant l'estomac, les orifices des deux canaux hépatiques qui se divisent rapidement en de nombreuses branches dans la masse du foie. L'estomac est un léger renflement du tube digestif : il est à peu près rectiligne ; à ses deux extrémités, il se délimite très facilement d'avec l'œsophage et l'intestin, à cause du changement brusque de calibre, et de l'incurvation qui se produit en ces points. Les deux orifices hépatiques *h h'* sont situés aux deux extrémités de l'estomac ainsi défini ; les replis des parois sont d'ailleurs très différents dans l'estomac, dans l'œsophage et dans l'intestin. Entre les deux orifices hépatiques, on trouve une crête saillante d'où partent de chaque côté des replis transversaux. L'œsophage montre un grand nombre de replis longitudinaux, qui cessent brusquement au niveau de l'étranglement très prononcé qui sépare l'œsophage et l'estomac. Dans l'intestin, on trouve une crête ondulée présentant des replis secondaires compliqués, dont la description ne peut trouver place ici.

Un caractère important de cette conformation est fourni par l'absence complète du cœcum stomacal. Le foie accompagne la glande génitale dans le tortillon.

Chez le *Cassidaria thyrrena*, la disposition est très analogue, et il suffira pour la caractériser d'en signaler les légères différences. L'estomac (fig. 36) est plus allongé, et les deux canaux hépatiques sont par suite encore plus éloignés l'un de l'autre ; l'œsophage, à parois minces, ne présente pas de replis longitudinaux ; les replis de l'œsophage sont les mêmes ; la crête intestinale est moins développée.

Le *Natica monilifera* rentre également dans le même type (fig. 34) ; mais l'œsophage *œ* est beaucoup plus étroit ; il montre un petit nombre de replis longitudinaux ; son orifice de communication avec

(1) On the Morphology of the cephalous Mollusca. *Philosophical transactions*, vol. 143. 1853.

l'estomac est assez rétréci ; on observe au voisinage l'orifice hépatique antérieur ; dans l'intervalle compris entre les deux orifices hépatiques on trouve un certain nombre de replis longitudinaux. Les canaux hépatiques peuvent se suivre très loin dans la masse du foie, où ils se ramifient un grand nombre de fois. Je signale en passant le calibre extraordinaire de l'intestin terminal, dont le diamètre atteint le triple ou le quadruple de celui de l'estomac.

Souleyet (24) a représenté la forme de l'estomac chez la Natice marbrée : la figure qu'il donne est conforme à la description que je viens de faire ; mais les rapports du foie et de l'estomac ne sont pas indiqués.

En résumé, chez les Tænioglosses, le foie ne présente pas toujours la même conformation : on peut distinguer, parmi les formes étudiées à ce point de vue, trois types principaux :

1° Type des Scutibranches anisobranches : deux lobes du foie égaux et à peu près symétriques (*Valvata*) ;

2° Par une série de formes intermédiaires, chez lesquelles le lobe droit est plus ou moins réduit (*Calyptræa*, *Cyclostoma*), nous sommes conduits à un deuxième type, dans lequel on trouve un seul orifice hépatique situé près du cardia ; l'embryogénie montre cependant qu'il existe au début deux lobes hépatiques. Ce type se rencontre dans des formes normales (*Rissoa*, *Pachychilus*, etc.) chez lesquelles il existe un cœcum stomacal bien développé, et dans une forme aberrante (*Paludina*) qui ne possède pas de cœcum stomacal ;

3° Dans une dernière série de formes chez lesquelles le cœcum de l'estomac est déficient, les deux lobes du foie sont sensiblement égaux ; mais leurs orifices se sont déplacés dans le sens de la longueur, et sont reportés aux deux extrémités de l'estomac (*Ranella*, *Cassidaria*, *Natica*). Cette conformation ressemble à celle que nous allons trouver chez les Rhachiglosses ; c'est pourquoi, bien que je n'aie pas suivi le développement du foie dans cette série, je considère les deux lobes hépatiques de l'adulte comme les équivalents des deux lobes de l'embryon, car cette correspondance est facile à établir chez les Rhachiglosses, ainsi que je vais le montrer.

5. RHACHIGLOSSES.

Dans le groupe des Rhachiglosses j'ai pu examiner plusieurs types différents :

Je vais décrire en premier lieu les particularités anatomiques du *Sipho gracilis* Da Costa, provenant du golfe de Gascogne. Cette forme est remarquable par la facilité avec laquelle on sépare les deux lobes du foie par la dissection. Ces deux lobes (Pl. XIII, fig. 40, *f f''*) sont à peu près égaux ; l'un d'eux *f* accompagne la glande génitale *g* dans le tortillon ; son canal excréteur *x* est libre sur une certaine longueur avant de déboucher dans l'estomac (fig. 39, *h*) ; l'autre lobe *f'* est aussi volumineux que le précédent ; il est divisé en un petit nombre de gros lobules (fig. 40) ; son canal excréteur très court débouche dans l'estomac par l'autre orifice hépatique *h'*. Les deux orifices hépatiques sont séparés par toute la longueur de l'estomac. La surface extérieure de celui-ci est bosselée sur les bords ; son diamètre est sensiblement le même que celui de l'œsophage. Lorsqu'on ouvre ces organes, on constate que l'œsophage est muni intérieurement de nombreux replis longitudinaux ; l'œsophage est séparé de l'estomac par un léger étranglement ; les parois sont repliées dans cette région, et forment une espèce de valvule qui a peut-être pour rôle d'empêcher le reflux des aliments de l'estomac dans l'œsophage. Entre les deux orifices hépatiques court une crête d'où partent des sillons transversaux ; enfin on trouve dans l'intestin une crête dont les bords sont ondulés ; en un mot on constate, presque dans les plus petits détails, la même structure que chez le *Ranella gigantea* ; une ressemblance aussi complète dans les organes digestifs d'un genre de Rhachiglosses et d'un genre de Tænioglosses est intéressante à signaler, car ces deux groupes sont bien nettement distincts par leurs caractères anatomiques.

Dans d'autres genres de Rhachiglosses nous allons observer une conformation assez différente de celle que je viens de décrire. Cuvier (20), en décrivant le *Buccinum undatum*, ne fait pas mention du foie, mais il donne quelques renseignements sur l'estomac : cet organe est à peu près arrondi, et sa membrane interne est ridée

irrégulièrement ; les figures n'ajoutent que peu de chose à cette description sommaire.

La dissection de ces parties est cependant des plus faciles ; le foie se sépare, aussi aisément que celui du *Sipho gracilis*, en deux lobes qui ont la même disposition générale (fig. 43, *f f'*) ; cependant le lobe du tortillon est un peu plus volumineux que son congénère ; les deux conduits hépatiques sont courts ; ils s'ouvrent tous deux dans l'estomac (fig. 44, *h h'*) et la distance qui les sépare n'est pas aussi grande que dans les cas précédents. L'estomac n'a pas la forme indiquée par Cuvier : il est assez allongé par suite de la présence d'un cœcum très développé, plissé intérieurement et extérieurement à peu près suivant la direction de sa longueur ; entre l'orifice œsophagien et le début de l'intestin l'estomac forme une poche arrondie dont la surface porte des plis rayonnants. L'intestin est large ; il présente une crête peu développée ; un peu plus loin, on trouve des replis longitudinaux. L'œsophage est un peu plus étroit que l'intestin; sa surface interne montre de nombreux replis longitudinaux. Les deux orifices hépatiques se trouvent tous deux sur la face de l'estomac tournée vers la columelle : le lobe du tortillon débouche près de l'orifice œsophagien ; l'autre lobe débouche dans la poche arrondie située entre l'œsophage et l'intestin.

J'ai étudié des embryons du genre *Nassa*. Les pontes que j'ai examinées se trouvent dans le bassin d'Arcachon à marée basse, sur les Zostères ; les capsules ovigères sont en petit nombre et isolées les unes des autres. J'ai représenté (fig. 47) une de ces capsules de face et de profil : elle est fixée par une base oblique sur la feuille de Zostère ; l'ouverture par laquelle les embryons sont mis en liberté se produit au sommet. La plus grande longueur de la capsule mesure environ 2^{mm}. La forme est la même que chez le *Nassa reticulata* ; mais les pontes de cette dernière espèce sont beaucoup plus volumineuses. Je rapporte les pontes que j'ai récoltées à l'une des petites espèces qui vivent dans le bassin d'Arcachon (*Nassa incrassata*) ; elles sont avantageuses pour l'étude microscopique, parce que les embryons, de petite taille, ne possèdent qu'une quantité relativement faible de vitellus.

L'embryon sur le point d'éclore (fig. 45) ressemble beaucoup à celui du *Littorina obtusata* ; les deux lobes du foie ont la même

situation ; leur couleur jaunâtre les fait distinguer facilement de l'estomac ; le plus gros *f* est situé ventralement ; le plus petit *f'* est situé latéralement du côté droit. Cette disposition est celle que nous avons déjà rencontrée dans plusieurs embryons de Tænioglosses, et nous pouvons considérer le grand lobe comme l'équivalent du lobe gauche, et le petit comme l'équivalent du lobe droit. La fig. 46 représente l'estomac et le foie de cet embryon (1) ; les deux orifices hépatiques, représentés en pointillé, se trouvent de part et d'autre de l'orifice de l'œsophage *œ* ; l'orifice du petit lobe est situé entre le cardia et le pylore, comme chez le *Buccinum undatum*.

Bobretzky (10) a décrit en 1877 le développement de quelques Gastéropodes, et notamment celui du *Nassa mutabilis*. Pour cet auteur, l'estomac n'a pas de paroi propre du côté du vitellus. A un stade assez jeune, l'estomac ne communique pas encore avec le dehors, l'intestin qui en est la suite se terminant en cul-de-sac ; il ressort clairement des dessins de cet auteur que ce cul-de-sac arrive au contact de l'ectoderme exactement sur la ligne médiane du côté ventral, au-dessous du pied : l'anus, s'il était perforé, serait donc médian et ventral.

Bobretzky ne parle pas de la division du vitellus en deux lobes ; mais à part ce dernier point, tout peut être clairement interprété dans ce travail : la masse vitelline deviendra le foie, et l'estomac larvaire l'estomac de l'adulte : telle n'est pas cependant la conclusion de Bobretzky : il pense, mais sans l'avoir directement vérifié, que l'estomac de la larve se divisera en deux parties, qui donneront l'estomac et le foie définitifs : dans cette hypothèse, le foie de l'adulte n'aurait aucun rapport avec la masse vitelline. Le mémoire de Bobretzky est important car il démontre la symétrie extérieure du corps dans les jeunes embryons de Nasse, et la communication du vitellus avec l'estomac : de ces faits et de ceux que j'ai observés on peut déduire que tous les phénomènes sont les mêmes que chez les Tænioglosses : une autre conclusion est que le lobe hépatique logé dans le tortillon de l'adulte correspond au lobe hépatique droit de l'embryon, et l'autre lobe au lobe gauche.

Chez le *Nassa reticulata* adulte (pl. XII, fig. 38), la disposition est la même que chez le *Buccinum undatum* ; le cœcum *c* est cependant

(1) Cette figure est dessinée d'après une reconstitution en relief.

plus développé : il décrit une courbure assez prononcée, par suite de son allongement et de sa situation dans le tortillon.

Les embryons de *Purpura lapillus* sont beaucoup moins favorables pour l'étude morphologique des organes ; cette espèce se distingue, en effet, par une condensation embryogénique très prononcée : la quantité de vitellus est tellement considérable que l'archentéron est très déformé ; le tissu de cellules cylindriques qui caractérise l'estomac se forme très tardivement, de sorte que le foie subit aussi un retard considérable dans son développement. La fig. 42 représente un embryon assez avancé par ses caractères extérieurs : le pied, le vélum, l'otocyste, l'œil, sont bien développés, le manteau *m* et l'anus *a* ont déjà subi une torsion vers la droite d'environ 45° ; l'endoderme a gardé au contraire une structure tout à fait simple : il est impossible d'indiquer une limite entre l'œsophage et l'archentéron ; l'intestin est extraordinairement court ; l'œsophage mal délimité et l'intestin ont seuls un revêtement de cellules cylindriques : tout le reste de l'archentéron est formé par de nombreux granules vitellins, dont la structure cellulaire ne se distingue même plus.

Carpenter (**16**) a étudié ces embryons en 1857 ; il a vu les globules vitellins passer dans l'œsophage lorsqu'il comprimait très légèrement l'animal.

Selenka (**86**) a décrit et figuré en 1872 les premiers stades du développement : il a noté que la segmentation est extraordinairement inégale ; ses observations ne dépassent pas un stade encore assez jeune, dans lequel la bouche et l'anus sont formés ; l'auteur ne donne pas beaucoup de renseignements sur la formation de l'estomac.

A l'état adulte, le foie et l'estomac du *Purpura lapillus* présentent fondamentalement la même conformation que chez le *Buccinum undatum*, mais avec quelques différences de détails ; les deux lobes du foie ne sont plus séparables : ils forment une masse compacte recouvrant en partie l'estomac. La forme de l'estomac est beaucoup plus ramassée, ainsi que le montre la fig. 41 représentant cet organe ouvert ; le cœcum est gros et court ; on trouve de même deux orifices hépatiques : l'un d'eux *h* est situé près de l'ouverture de l'œsophage ; l'autre *h'* est en rapport avec une poche

arrondie qui se trouve, comme chez le *Buccinum undatum*, entre l'œsophage et l'intestin.

Chez le *Murex erinaceus* (fig. 48) l'estomac n'est plus recouvert par le foie ; son volume est extrêmement réduit par rapport à la masse hépatique ; la situation des orifices hépatiques est la même que chez les *Purpura* ; l'œsophage est à peu près lisse ; l'estomac présente quelques replis ; dans l'intestin, on trouve deux saillies longitudinales peu développées.

Leiblein (**58**) a décrit en 1828 l'anatomie du *Murex brandaris* : les canaux hépatiques se réunissent en deux troncs principaux, qui s'abouchent à la face inférieure de l'estomac ; mais les deux orifices sont en partie confondus ; la forme de l'estomac est presque tout à fait celle du *Buccinum undatum* ; et cependant l'auteur le figure à peu près sphérique ; un pli qui va du cardia au pylore divise l'estomac en deux compartiments inégaux : une semblable disposition est visible, en effet, sur ma fig. 48; les deux orifices débouchent dans le petit compartiment.

Souleyet (**24**) a figuré l'estomac du *Semifusus tuba* : le cœcum stomacal y est aussi développé que chez le *Buccinum undatum*.

Récemment enfin B. Haller (**35**) a publié des recherches anatomiques sur un certain nombre de Rhachiglosses. Il ne signale, chez les types suivants, qu'un canal hépatique s'ouvrant dans l'estomac : *Concholepas peruviana*, *Latirus* (*Leucozonia*) *cingulatus*, *Purpura persica*, *P. planospira*, *Semifusus proboscidiferus*, *S. tuba* ; toutefois ce canal résulte de la fusion de deux conduits distincts. Chez les Muricidés (*Murex trunculus*) il a trouvé deux orifices distincts, mais très rapprochés. Dans ces différents cas, il considère le foie comme une formation impaire.

La constitution du foie dans les quelques genres de Rhachiglosses que je viens d'examiner se laisse donc ramener à deux types ; le premier (*Sipho*) ne se distingue pas de celui que nous avons trouvé chez certains Tænioglosses : les deux orifices hépatiques sont situés aux deux extrémités de l'estomac qui est dépourvu de cœcum ; le deuxième type (*Buccinum*, *Nassa*, *Purpura*, *Murex*) a également ses orifices hépatiques voisins du cardia et du pylore ; mais le cœcum de l'estomac est bien développé.

6. PULMONÉS.

A. STYLOMMATOPHORES.

Les genres *Arion* et *Limax* peuvent être traités conjointement, la disposition du foie étant très analogue dans ces deux types. J'ai examiné plusieurs stades du développement chez l'*Arion hortensis* et chez le *Limax agrestis*.

Les cellules endodermiques sont fortement chargées de réserves nutritives, et la différenciation de l'archentéron en estomac et en foie n'a lieu qu'assez tard, comme cela se passe chez le *Purpura lapillus*, ainsi que je l'ai dit plus haut. La fig. 55 de la pl. XIV représente un embryon de *Limax agrestis* en coupe optique par le plan médian ; l'archentéron est surtout formé par de grosses cellules endodermiques : les cellules cylindriques revêtent l'intestin, qui est très court, et l'œsophage. A ce stade, le pied est déjà assez développé ; une paire de tentacules commencent à se montrer à droite et à gauche de la bouche : le manteau est symétrique ; l'anus est ventral et médian.

Cette structure de l'archentéron se conserve longtemps, et il faut arriver jusqu'à un stade presque aussi âgé que celui de l'*Arion hortensis* représenté dans la fig. 51, pour trouver l'estomac et les deux lobes hépatiques constitués. Pendant ces transformations, la torsion du manteau vers la droite s'est produite ; il est facile de suivre le phénomène, grâce à une échancrure qui se montre de très bonne heure sur la ligne médiane du manteau, au voisinage de l'anus, et que l'on peut observer jusqu'à l'état adulte où elle correspond au pneumostome. Cette échancrure est représentée sur la fig. 51 (x). La torsion de la cavité palléale, lorsqu'elle est complète, atteint environ 90° : elle est plus faible que celle qu'on observe chez les Prosobranches, et paraît sensiblement égale à celle qu'on constate chez les Nudibranches : les organes des Pulmonés ne subissent donc pas un déplacement relatif aussi considérable que ceux des Prosobranches (1) : La torsion du tube digestif a la même valeur (90°) que

(1) A ce propos, j'indique ici une observation qui rentre dans cet ordre d'idées ; dans l'embryon d'*Arion hortensis* de la fig. 51, le rein droit et son canal réno-péricardique

celle du manteau, et s'opère dans le même sens. J'ai figuré à part (fig. 52) l'estomac et les orifices hépatiques de l'embryon d'*Arion hortensis* représenté par la fig. 51. L'estomac a une forme subtriangulaire ; il est nettement délimité de l'œsophage, d'une part, de l'intestin d'autre part ; ces organes sont vus par la face dorsale : l'estomac étant couché sur le côté gauche, les lobes hépatiques, au lieu de se trouver à droite et à gauche, sont disposés dorsalement et ventralement ; le lobe situé ventralement est volumineux, l'autre est médiocrement développé ; l'orifice *h'* du petit lobe est seul visible par la face dorsale ; l'autre orifice *h* se trouve sur la face inférieure de l'estomac. La fig. 51 montre mieux la situation des lobes hépatiques : le petit lobe *f'* est situé au-dessous de la coquille embryonnaire *c* ; le grand lobe *f* est tellement développé qu'il occupe presque toute la cavité du corps de l'animal : il se prolonge parfois jusque dans la vésicule contractile ; en avant, à un stade un peu plus jeune, il soulève les téguments et forme une saillie entre le manteau et la région buccale ; ensuite son volume relatif diminue graduellement.

Il reste à démontrer que la torsion a eu lieu réellement vers la droite et que par suite le grand lobe correspond à la moitié gauche, et le petit lobe à la moitié droite du foie : il suffit pour cela d'examiner le parcours de l'ébauche des glandes salivaires. Celles-ci sont constituées à ce stade par des tubes parallèles groupés en deux faisceaux qui courent le long de l'œsophage sur deux lignes opposées ; au voisinage de la bouche les glandes salivaires sont placées à droite et à gauche de l'œsophage ; un peu plus loin, la glande gauche s'incline vers le bas, tandis que la glande droite s'élève du côté dorsal ; au voisinage du cardia, la glande gauche est devenue ventrale, et la glande droite est dorsale ; la torsion de l'œsophage à son extrémité voisine de l'estomac est donc de 90° vers la droite ; on sait d'autre part que chez les Pulmonés l'archentéron communique toujours avec le dehors par l'intermédiaire de l'œsophage : cela résulte de travaux que j'analyserai plus loin, et dont j'ai

sont restés à droite ; du côté gauche, on trouve un canal réno-péricardique rudimentaire : il n'y a donc pas la transposition complète des deux reins, telle qu'on l'observe chez le *Paludina vivipara*, suivant VON ERLANGER (25), dès que l'embryon commence à s'enrouler.

reconnu l'exactitude : l'œsophage et l'estomac sont donc toujours en continuité, et ils ont subi la même torsion.

Nous devons donc admettre que le grand lobe ventral correspond au lobe gauche des embryons de Mollusques. Dans cette hypothèse, la comparaison avec les autres Gastéropodes se fait sans difficulté : la fig. 61, relative à l'*Æolis exigua*, présente une ressemblance frappante avec la fig. 52 : la forme de l'estomac est à peu près la même, sa grande courbure et sa petite courbure sont orientées de même par rapport au grand lobe et au petit lobe du foie ; la fig. 26, qui représente un embryon de *Littorina oblusata*, et la fig. 51 montrent aussi une disposition tout à fait comparable dans les lobes hépatiques : je trouverai plus loin une autre confirmation de cette hypothèse en analysant le travail de Joyeux Laffuie (**44**) sur l'Oncidie.

En se guidant sur les notions que je viens d'exposer, l'organisation du foie de l'adulte est très facile à interpréter. La fig. 50 représente le foie de l'*Arion rufus*. Entre la bouche et les canaux biliaires, on trouve un vaste renflement du tube digestif, que les auteurs appellent estomac, et que je n'ai pas représenté ; ensuite le tube digestif diminue de calibre ; après avoir reçu un canal hépatique, il se renfle en une assez grosse ampoule *e*, où se jette un autre canal hépatique, et d'où sort l'intestin. La comparaison avec la fig. 52 est facile : l'ampoule n'est autre chose que l'estomac, où débouche le lobe gauche *f* du foie; quant au lobe droit *f'*, son canal excréteur *h'* vient s'ouvrir un peu plus en avant, en apparence dans la portion terminale de l'œsophage. La comparaison peut se poursuivre plus loin avec les autres Gastéropodes : le lobe gauche est, en effet, en rapport avec la glande génitale *g*, comme cela s'observe chez les Pectinibranches ; en outre son extrémité forme un cône qui figure assez bien un tortillon rudimentaire.

La dilatation située entre le bulbe buccal et les canaux hépatiques n'est donc pas l'estomac au sens morphologique du mot. C'est une dilatation de l'œsophage qui joue peut-être physiologiquement le rôle d'un estomac, mais qui ne provient pas de l'estomac primitif de la larve ; c'est beaucoup plus en arrière, dans le renflement où se jette le lobe hépatique gauche, qu'il faut chercher l'équivalent de l'estomac des Pectinibranches et des Scutibranches.

J'ai choisi à dessein le genre *Arion*, car l'estomac y présente une grande netteté.

Il n'en est pas toujours de même chez les autres Pulmonés stylommatophores : déjà chez l'*Helix pomatia* le diamètre de l'estomac est à peine le double de celui de l'œsophage ; cette circonstance explique pourquoi il a échappé à plusieurs auteurs. Dans cette espèce le tube digestif subit une forte incurvation au niveau des deux canaux hépatiques (fig. 53) : c'est là qu'il faut chercher l'estomac *e*, que l'on trouve alors immédiatement. En orientant cet organe, ainsi que je l'ai fait pour l'*Arion rufus*, on voit qu'il existe deux orifices hépatiques parfaitement distincts, l'un à droite *h'*, l'autre à gauche *h*. Celui de gauche correspond au lobe du foie situé, avec la glande génitale, dans le tortillon (fig. 54, *f*) ; celui de droite est en rapport avec l'autre lobe du foie *f'*, divisé en deux ou trois lobes principaux : le lobe droit et le lobe gauche ont à peu près la même importance : ce sont, trait pour trait, les mêmes rapports que précédemment. Le renflement œsophagien (estomac des auteurs) est environ deux fois plus large que l'estomac véritable.

Chez le *Pupa muscorum*, la conformation précédente ne se retrouve plus chez l'adulte : l'œsophage s'est dilaté jusqu'au niveau de l'estomac, et il n'est plus possible d'indiquer la ligne de séparation des deux organes ; cette modification est analogue à celle que j'ai décrite plus haut chez les Nudibranches : la cavité stomacale de l'adulte provient à la fois de l'œsophage et de l'estomac de l'embryon. Dans cette espèce on trouve deux canaux hépatiques.

Les notions qui précèdent vont nous faciliter l'exposition de l'historique de la question. Pour éviter toute ambiguité, je vais employer le mot *progastre* pour désigner le renflement provenant de l'estomac larvaire ; je conserverai au mot estomac le sens qui lui est attribué par chaque auteur.

Dès 1694 Lister (**62**) a donné une figure assez exacte du tube digestif de l'*Arion rufus* : les deux canaux hépatiques, provenant des deux lobes du foie, sont représentés, ainsi que le progastre, qu'il appelle *ventriculus cæcus* ; mais le rapport du canal hépatique gauche avec le tube digestif n'est pas clairement indiqué ; le canal hépatique droit, s'ouvrant dans la portion terminale de l'œsophage, est bien représenté.

D'après Cuvier (**20**) l'*Arion rufus* possède deux canaux hépa-

tiques situés aux deux côtés du pylore. Pour comprendre cette description, il faut se reporter au dessin, qui est beaucoup moins exact que celui de LISTER ; CUVIER figure en effet le renflement œsophagien, qu'il appelle estomac , comme un tube régulièrement calibré jusqu'à la naissance de l'intestin, ne tenant pas compte du rétrécissement, bien observé par LISTER, qui le sépare du progastre : dans ces conditions, l'estomac était très allongé, et le foie s'ouvrait à son extrémité postérieure, c'est-à-dire aux côtés du pylore.

Dans le même mémoire CUVIER décrit l'anatomie de l'*Helix pomatia*. Sur la figure, le progastre est cette fois assez bien représenté ; mais la description des canaux hépatiques est inexacte : les conduits biliaires provenant des quatre lobes du foie se réunissent en un gros tronc qui pénètre dans le pylore même ; je ne reviens pas sur l'explication du terme pylore ; mais cette description suppose l'existence d'un seul canal hépatique principal, ce qui est inexact.

En 1836, Van BENEDEN (3) a donné une description du foie de l'*Helix algira* : dans cette espèce le foie est divisé en deux lobes ; les canaux biliaires se déversent dans l'intestin immédiatement après son origine.

LAMBRON (52), en 1840, décrit le foie de l'*Helix pomatia* comme formant deux amas principaux ayant deux canaux excréteurs, un pour chaque lobe, qui s'ouvrent séparément dans l'intestin.

J. LEIDY (7), dans un travail très étendu publié en 1851, décrit l'anatomie d'un grand nombre de Mollusques terrestres des États-Unis; chez quelques formes, telles que l'*Helix auriculata*, le *Tebennophorus carolinensis*, il est aisé de reconnaître le progastre. Les figures montrent généralement l'existence de deux canaux hépatiques.

D'après MOQUIN-TANDON (68), l'estomac des Pulmonés terrestres montre dans sa région postérieure un petit cul-de-sac arrondi parfois bien marqué (*Helix pomatia*, *Bulimus folliculus*, *Ancylus fluviatilis*), dans lequel la sécrétion biliaire est ordinairement versée.

P. FISCHER et H. CROSSE (29) ont donné des figures anatomiques de plusieurs Pulmonés du Mexique et de l'Amérique centrale ; dans le genre *Eucalodium*, on trouve deux canaux hépatiques débouchant de part et d'autre dans une ampoule qui n'est autre que le progastre ; la dilatation œsophagienne est peu marquée chez cet animal.

Vogt et Yung (94), en 1888, décrivent assez bien, chez l'*Helix pomatia*, le progastre, qu'ils appellent cœcum de l'intestin ; ils font remarquer avec raison que l'organe appelé estomac est improprement nommé parce qu'il est dépourvu de glandes digestives spéciales ; il est fort difficile de préciser où commence l'estomac. Il semble résulter de ce passage que ces auteurs considèrent comme l'estomac véritable seulement la région postérieure, mal délimitée en avant, du renflement œsophagien ; ils figurent un canal hépatique unique et extrêmement allongé qui s'ouvre largement dans la concavité du cœcum bosselé de l'intestin (progastre). Vogt et Yung sont donc tombés dans la même erreur que Cuvier, en considérant le canal hépatique comme unique : mais je ne puis pas m'expliquer la longueur extraordinaire de ce conduit hépatique tel qu'ils l'ont figuré (p. 791) : en admettant qu'ils aient négligé, comme Cuvier, l'intervalle qui sépare les deux orifices, ils auraient dû observer une division immédiate de ce canal en deux branches. A part cette inexactitude, les proportions du tube digestif sont bien représentées.

Rolleston (1) a figuré, en 1888, l'organisation du *Limax flavus* : il décrit deux canaux hépatiques distincts, débouchant dans un renflement considéré par l'auteur comme un cœcum de la partie postérieure de l'estomac.

Leuckart et Nitsche (60) ont représenté l'anatomie de l'*Helix pomatia* dans un de leurs tableaux actuellement en cours de publication. Le foie est figuré comme trilobé ; les canaux excréteurs ne sont pas décrits ; la forme du progastre est assez exacte ; le renflement œsophagien est appelé estomac.

Marshall et Hurst (66), en 1880, emploient le mot estomac dans le même sens ; le renflement du progastre n'est ni mentionné ni figuré dans cet ouvrage ; mais le foie est exactement décrit : il est formé de deux lobes ayant chacun un canal excréteur distinct : il y a donc dans le tube digestif, qu'ils appellent intestin à ce niveau, deux orifices hépatiques situés sur les côtés.

Il me reste encore à examiner quelques travaux sur les Stylommatophores ditrêmes ; mais leur étude sera mieux placée après l'historique du développement.

(1) Rolleston, Forms of animal life. Second edition. Oxford, 1888.

On voit combien il règne de divergences au sujet des canaux hépatiques des Pulmonés terrestres, et en particulier de l'*Helix pomatia*, dont la dissection est cependant des plus faciles : il n'était donc pas inutile d'examiner ces travaux en détail.

Le développement des Pulmonés a fait l'objet de plusieurs travaux : Laurent (**57**) en 1838 a décrit l'organisation d'un embryon de Limace : il représente dans l'intérieur une masse vitelline communiquant par un long canal avec le tube digestif figuré comme un conduit ayant partout le même calibre. Je n'ai rien observé de semblable à aucun stade du développement.

La même année Van Beneden et Windismann (**4**) décrivent le développement du *Limax agrestis* : la première ébauche du tube intestinal se présente comme un cul-de-sac du sac vitellin ; le rectum se forme ultérieurement par un renversement en forme de cul-de-sac de la membrane interne du sac vitellin. Plus tard l'œsophage s'élargit pour former l'estomac. Ce résultat est important : malheureusement, toute la partie du mémoire relative au tube digestif est très peu claire, et il est difficile de savoir si les auteurs ont bien distingué l'œsophage, l'intestin, et l'estomac larvaire. Il n'est d'ailleurs pas question du foie dans ce mémoire.

Fol (**31**), en 1879-80, a étudié le développement des genres *Arion*, *Limax* et *Helix* : l'archentéron forme l'estomac et le sac nourricier : ce dernier est unique. Sur ce point, je suis en contradiction avec Fol : j'ai montré plus haut qu'il se constitue bientôt deux masses vitellines, une petite dorsale et une grosse ventrale.

Jourdain (**43**), en 1884, est arrivé à des notions plus précises : la masse vitelline devient le foie ; son orifice de communication avec l'estomac se rétrécit graduellement ; de plus, chez les Limaces (*Limax maximus*, *Limax variegatus*), il se constitue une glande hépatique annexe. Ce travail est donc beaucoup plus complet que les précédents ; mais les questions de symétrie et de torsion ne sont pas abordées. Jourdain étend ses considérations à d'autres groupes : il dit que le foie des Æolidiens s'explique en admettant que les alvéoles primaires du sac chylifique s'isolent et soulèvent les téguments.

Le développement de l'*Helix pomatia* a été traité par Van Jhering (**41**) en 1875 : suivant cet auteur, l'intestin et le foie proviennent de l'endoderme. Ces renseignements un peu sommaires

ne sont pas complétés par les figures, car le tube digestif n'y est pas dessiné.

Le travail le plus complet sur le développement d'un Pulmoné stylommatophore est certainement celui de Joyeux-Laffuie (**44**) sur l'*Oncidiella celtica* (1882). Cette forme est particulièrement intéressante par les caractères de ses larves, qui possèdent un vélum bien développé, et ressemblent beaucoup aux larves des autres ordres de Mollusques (Pectinibranches, Opisthobranches). Dans la pl. XXI, fig. 2, l'auteur a représenté les deux masses vitellines de l'embryon : la disposition est absolument la même que chez le *Littorina obtusata* (fig. 26), par exemple : on observe la même inégalité entre les deux lobes, et la même situation relative. Ces masses vitellines sont des annexes de l'endoderme et la cavité qu'elles contiennent communique avec celle de l'estomac. Ces deux masses donneront naissance au foie : la plus petite s'ouvre du côté droit dans la région antérieure de l'estomac ; mais plus tard elle se déplace vers la partie postérieure de l'estomac ; elle formera le petit lobe du foie. La grande masse vitelline s'ouvre à gauche de l'estomac, dans sa région antérieure ; elle garde cette situation chez l'adulte et elle se divise en deux pour former les deux masses du grand lobe du foie.

Le foie de l'adulte est donc constitué par un petit lobe, s'ouvrant au fond de l'estomac, et par un grand lobe, divisé en deux masses : celles-ci possèdent deux canaux excréteurs distincts, qui ne se réunissent qu'au moment de déboucher par un orifice commun, situé au voisinage du cardia.

Cette division du grand lobe en deux masses distinctes avait été déjà figurée par P. Fischer et H. Crosse (**29**) chez l'*Oncidiella celtica*.

Chez le *Peronia verruculata*, d'après la description de Jhering (**40**) la division est encore plus complète, et les deux moitiés du grand lobe hépatique débouchent séparément dans le tube digestif. Ce caractère est même invoqué par Jhering comme l'un des principaux parmi ceux qui lui permettent de faire dériver les Pulmonés de formes analogues aux Nudibranches. On se rappelle que chez les Nudibranches nommés par Bergh cladohépatiques (*Æolis*) le foie est constitué à l'état adulte par une masse postérieure et par deux masses antérieures : Jhering compare la masse postérieure au petit

lobe postérieur de l'*Oncidiella* et du *Peronia*; il appelle cette portion du foie le foie principal; les deux autres masses hépatiques du *Peronia* (qui proviennent de la division du grand lobe) sont pour lui des foies secondaires, qui correspondent exactement aux deux masses hépatiques antérieures des Æolidiens : la forme primitive comporterait donc trois foies : un principal et deux accessoires.

On peut opposer plusieurs objections à cette manière de voir : j'ai montré plus haut que certains Scutibranches (*Fissurella*, *Emarginula*) possèdent également trois orifices hépatiques, de sorte que la comparaison à ce point de vue serait tout aussi facile entre les Pulmonés et les Scutibranches qu'entre les Pulmonés et les Opisthobranches; en outre la correspondance des lobes hépatiques, telle que l'indique Jhering, est en contradiction formelle avec l'embryogénie : ses deux « foies accessoires » proviennent tous deux du lobe gauche de l'embryon : il n'est donc pas possible de les comparer aux masses antérieures du foie des Æolidiens, qui proviennent l'une du lobe droit, l'autre du lobe gauche; quant à la masse postérieure du *Peronia*, ou « foie principal » suivant Jhering, elle provient du lobe droit, et n'est pas homologue de la masse postérieure des Æolidiens, qui se différencie aux dépens du lobe gauche; il faut donc renoncer à cette comparaison ainsi entendue, malgré l'avantage qu'elle avait de pouvoir rapprocher la forme de l'estomac dans deux groupes zoologiques aussi différents. L'idée de Jhering est cependant très séduisante. Le groupe de Pulmonés qui contient les genres *Peronia* et *Oncidiella* paraît en effet très primitif par ses caractères embryologiques : il est donc logique de chercher dans ce groupe des indices de parenté entre les Pulmonés et les autres ordres. Je crois qu'en subissant la modification que je vais indiquer, la comparaison de cet auteur peut très bien s'accorder avec les faits : les deux « foies secondaires » du *Peronia* correspondent en réalité l'un au « foie principal », l'autre au « foie secondaire » gauche des Æolidiens; le « foie principal » du *Peronia* correspond au « foie secondaire » droit des Æolidiens : en d'autres termes, pour employer la nomenclature dont je me suis servi précédemment, chez le *Peronia* comme chez les Æolidiens, le lobe hépatique gauche de l'embryon se divise en deux masses distinctes chez l'adulte : l'adulte paraît donc posséder trois foies et trois orifices hépatiques. Comme les Scutibranches les plus primitifs montrent

également trois orifices hépatiques, on peut en conclure qu'à la base des différents ordres de Mollusques on trouve des types ayant sensiblement la même organisation.

*
* *

B. PULMONÉS BASOMMATOPHORES.

Un grand nombre de travaux ont été publiés sur le développement et sur l'anatomie de ce groupe de Pulmonés :

Cuvier (**20**) a figuré en 1806 le tube digestif du *Limnæa stagnalis* : le foie se déverse en arrière d'une sorte de gésier.

En 1815, Stiebel (**90**) a figuré dans la même espèce un canal biliaire unique débouchant au point où commence le duodénum.

Jacquemin (**42**) en 1836 décrit le tube digestif du *Planorbis corneus* : les canaux biliaires se réunissent pour former une vésicule biliaire, d'où part un canal se jetant dans la région postérieure d'un estomac renflé.

Dumortier (**23**) a observé en 1837 la division précoce de l'endoderme en deux masses qu'il considère comme le début du foie ; entre ces deux masses, dont l'une est antérieure et l'autre postérieure, il a distingué l'ébauche du canal intestinal. Ses observations ont porté sur le genre *Limnæa*.

Lereboullet (**59**) en 1862 a décrit en détail les formes larvaires du *Limnæa stagnalis*. Sur ses figures on reconnaît une gastrula formée par embolie ; les cellules endodermiques prennent bientôt les caractères de cellules vitellines : cette différenciation se fait surtout suivant deux régions symétriques. Pour Lereboullet le foie ne se formera pas dans ces deux régions : il n'y a là qu'un vitellus disposé en deux masses distinctes : sur ce point, il est donc en contradiction avec l'auteur précédent.

Ses figures concernant des stades plus âgés montrent bien la position exactement ventrale de l'ébauche du manteau ainsi que de la cavité palléale. Il représente l'estomac de la larve, séparé par la dissection : les parois de l'estomac ne sont bien formées, dit-il, que

sur deux bandes opposées ; dans les autres régions il n'a pu distinguer qu'une paroi très mince sans structure cellulaire; ces régions sans parois nettes correspondent évidemment aux orifices très larges des deux diverticules endodermiques, qu'il avait séparés de l'estomac par la dissection. La description qu'il donne plus loin de la naissance du foie n'est pas très claire : les cellules vitellines se transforment, et le foie se produit dans la région qu'elles occupaient; plus tard les canaux biliaires se forment indépendamment comme deux diverticules situés en arrière de l'estomac, et que l'on peut encore observer sur des Limnées écloses depuis un ou deux mois ; Lereboullet n'est d'ailleurs pas bien sûr de la signification de ces diverticules, qui seraient peut-être des appendices pyloriques. Dans ce travail il y a quelques erreurs à relever dans la manière dont la bouche et l'anus ont été déterminés.

Ganine (**32**), qui a étudié en 1873 les genres *Limnæa*, *Planorbis*, *Physa*, admet que le foie se forme comme un diverticule naissant de la paroi du tube digestif entre l'estomac et l'intestin, sans participation aucune des éléments nutritifs.

R. Lankester (**55**) a publié en 1874 le résultat de ses recherches sur le développement de plusieurs Mollusques : il décrit la glande coquillière du *Limnæa stagnalis*, et montre que Lereboullet a pris cette formation pour l'anus. Sa description du tube digestif ne s'accorde pas absolument avec celles des autres auteurs : l'endoderme se charge de réserves vitellines sur les parois droite et gauche, et il se forme de la sorte une masse vitelline bilobée, qu'il appelle l'estomac bilobé de la larve. Sur la ligne médiane, du côté dorsal de cet estomac, il existe une bande de petites cellules bien distinctes des grosses cellules vitellines.

Il n'a pas suivi le développement du foie ; mais il admet que deux diverticules du tube digestif, de nouvelle formation, se développent aux dépens de ces deux masses de réserve, et forment le foie : il adopte cette manière de voir par comparaison avec le résultat de ses recherches sur le développement du foie dans le genre *Loligo* ; mais je crois qu'il y a une grande différence entre ces deux cas ; en effet, chez la Limnée, le vitellus est constitué par un ensemble de cellules que l'on peut distinguer les unes des autres, au moins dans les stades jeunes; au contraire, le vitellus des Céphalopodes a une structure toute différente, et les noyaux de cellules sont disposés

autour de cette masse. LANKESTER considère ce mode du développement du foie comme général dans toute la série animale. La bouche définitive se forme par un stomodæum ; l'auteur n'a pas pu déterminer si l'estomac de l'adulte provient du stomodæum, de l'endoderme, ou bien du « pedicle of invagination », c'est-à-dire de l'intestin. Ce dernier provient directement des bords du blastopore, après sa fermeture.

BÜTSCHLI (1) en 1877, décrit chez l'embryon de Limnée, deux follicules primaires du foie renfermant beaucoup de deutolécithe, et s'ouvrant dans l'estomac.

FOL (31) dans un mémoire paru en 1879-80, critique vivement les résultats obtenus par LANKESTER en ce qui concerne les rapports du blastopore avec le tube digestif ; pour lui, le blastopore donne la bouche définitive. Il fait remarquer que l'endoderme produit une masse vitelline simple chez les Pulmonés terrestres, et au contraire, une masse vitelline double chez les Pulmonés aquatiques : j'ai montré plus haut que cette différence n'est que transitoire. D'après FOL, les deux sacs nutritifs sont d'abord exactement symétriques, puis il se produit une rotation, en même temps que la communication des sacs nutritifs avec l'estomac se rétrécit. Chez le Planorbe, la rotation a lieu de telle sorte que le lobe de gauche se place en haut et du côté dorsal. A un stade assez jeune, l'auteur signale l'existence d'une bande médiane de cellules columnaires ; mais il est difficile, d'après sa description, de savoir de quel côté de l'archentéron elle est située. Ces sacs nourriciers deviennent plus tard le foie. Les recherches de FOL sont en somme très complètes, et je n'aurai que peu de chose à y ajouter : elles ont trait aux genres *Limnæa*, *Planorbis*, *Physa*, *Ancylus*.

En 1875, RABL (77) avait émis la même idée que LANKESTER au sujet du développement du foie chez les Pulmonés aquatiques. Dans un mémoire plus étendu (78) publié en 1879, sur le développement du Planorbe, il n'aborde plus la question du rapport des masses vitellines avec le foie ; mais il donne des détails circonstanciés sur les stades jeunes : le blastopore forme la bouche définitive ; l'anus est une nouvelle formation et se développe comme une évagination de l'archentéron. RABL n'a pas pu retrouver le « pedicle

(1) BÜTSCHLI (15), page 222, en note.

of invagination » de LANKESTER. Les cellules endodermiques changent bientôt de nature sur la ligne médiane, où elles deviennent cylindriques ; sur les figures , cette transformation paraît être indiquée du côté dorsal de l'archentéron. Plus tard, les cellules cylindriques se montrent dorsalement et ventralement, de sorte qu'il se produit deux amas latéraux de cellules endodermiques nutritives. Ces amas subissent ensuite une torsion, de sorte que la symétrie primitive est détruite.

WOLFSON (97) qui a décrit en 1879 le développement du *Limnæa stagnalis*, admet que les sacs nutritifs sont des organes larvaires sans rapport avec le foie : le foie est formé par deux évaginations du tube digestif, qui se produisent peu de temps avant l'éclosion.

Après cet exposé bibliographique, il me reste à compléter les résultats qui s'en dégagent, en faisant intervenir un certain nombre de faits que j'ai observés. La fig. 56 de la pl. XIV représente la section, par le plan de symétrie, d'un embryon de *Limnæa stagnalis*. On voit que le stade figuré est assez jeune ; le pied ne fait pas saillie ; la glande coquillière est bien développée ; le sac radulaire commence à se montrer. A ce moment, la masse vitelline est divisée en deux lobes *f f'*. Tous deux sont visibles dans la coupe, car ils sont devenus dorsal et ventral par suite de la torsion. La cavité de l'estomac communique avec l'extérieur par l'intermédiaire de l'œsophage *œ* ; de l'autre côté, on voit l'intestin, qui est situé, comme le montre l'examen des coupes voisines, entre les deux traînées mésodermiques primitives. On voit de place en place des traces d'une cavité dans l'axe de l'intestin. J'ai également examiné un stade plus jeune, dans lequel le sac radulaire n'était pas formé : j'y ai trouvé de même un œsophage faisant communiquer l'archentéron avec le dehors et un intestin ayant les mêmes caractères que dans la fig. 56, mais plus court. C'est précisément dans les stades en question que FOL et RABL contestent l'existence du « pedicle of invagination » de LANKESTER ; je me range donc à l'avis de LANKESTER; en outre la fig. 56 montre bien l'intestin sous la forme d'un cordon de cellules reliant l'archentéron à l'ectoderme, et non sous la forme d'un cul-de-sac provenant de l'endoderme. Par contre, j'ai observé, comme FOL et RABL, la communication constante de l'archentéron avec l'extérieur par l'intermédiaire de l'œsophage :

sur ce point je suis en désaccord avec LANKESTER. Il faut donc se ranger à l'opinion émise en premier lieu par BALFOUR (1) en 1880, et précisée par SEGDWICK (2) en 1884, d'après laquelle le blastopore, après s'être allongé sur toute la ligne ventrale, s'oblitère au milieu, et donne naissance, à ses deux extrémités, à la bouche et à l'anus. Chez la Limnée, la lumière de l'intestin s'oblitère, mais ce n'est là qu'une modification sans importance. Il est intéressant de comparer le cas du *Limnæa* à celui du *Phoronis*, récemment étudié par CALDWELL (3) : les phénomènes de transformation du blastopore sont les mêmes dans ces deux formes. On sait d'ailleurs, d'après les auteurs dont j'ai analysé plus haut les travaux, que chez la Limnée le blastopore a précisément cette forme allongée, et que ses extrémités coïncident avec les positions futures de la bouche et de l'anus.

Après cette rectification, la description de FOL est parfaitement exacte ; j'ai observé comme lui que la structure cellulaire est de plus en plus difficile à mettre en évidence dans les masses nutritives au fur et à mesure du développement. Les orifices de communication des deux lobes avec l'estomac se rétrécissent graduellement, et il se constitue de la sorte une paire de canaux hépatiques. Ceux-ci sont revêtus de cellules cylindriques, qui ne tardent pas à se prolonger sur les parois des sacs nutritifs, à mesure que ceux-ci augmentent de volume. Ces cellules sont le siège d'une division active : les figures karyokinétiques n'y sont pas rares : il est probable que ces cellules se multiplent aux dépens des substances nutritives accumulées dans le voisinage, et donnent naissance au tissu hépatique. Je n'ai pas pu élucider complètement ce point très délicat d'histogénèse ; dans tous les cas, il est certain que le foie de l'adulte se forme exactement à la place des sacs nutritifs, et que sa cavité n'est autre que la cavité de ce dernier : en un mot, le foie de l'adulte est une transformation directe des deux lobes de l'embryon. Dans les embryons âgés la constitution du foie et de l'estomac est,

(1) BALFOUR (2), page 209.

(2) A. SEGDWICK, On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. *Quaterly Journal of microscopical Science*. Vol. XXIV, new series. 1884.

(3) CALDWELL, Blastopore, Mesoderm, and metameric segmentation. *Quaterly Journal of microscopical Science*. Vol. XXV, new series, 1885.

en effet, exactement le même que chez l'adulte : j'ai observé notamment les diverticules situés en arrière de l'estomac, auxquels LEREBOULLET fait allusion, et qu'il considère comme deux appendices pyloriques, ou plutôt comme les ébauches des canaux biliaires : je me suis assuré que ces diverticules sont les deux lobes latéraux du gésier : on voit les fibres musculaires se constituer tout autour ; entre les deux orifices des lobes nutritifs débouche un cœcum, qui correspond évidemment à celui de l'adulte.

La figure 49 de la pl. XIII montre les rapports du foie et du tube digestif chez le *Limnæa stagnalis* adulte : les deux lobes *f f* sont très inégaux : le plus gros, logé dans le tortillon, recouvre la glande génitale ; le cœcum *c* débouche entre les deux conduits hépatiques, à gauche de l'estomac *e* ; il contient à l'intérieur une sécrétion blanchâtre semi-solide. Ce cœcum correspond probablement aux organes de même nature décrits par DYBOWSKY (1) chez le *Choanomphalus Maacki* et par MOQUIN-TANDON (68) chez l'*Ancylus fluviatilis*. En avant de l'estomac, on trouve le gésier *g* très musculeux, et plus en avant encore l'œsophage proprement dit *œ* avec son calibre normal. Le gésier et l'estomac renferment constamment des grains de sable.

Les genres dextres et les genres sénestres de Pulmonés présentent une disposition absolument inverse en ce qui concerne l'importance des deux lobes hépatiques. J'ai représenté, vus du côté du pied, un embryon de *Limnæa auricularia* (pl. XIV, fig. 58) et un embryon de *Physa fontinalis* (fig. 59). Chez la Limnée le grand lobe du foie est placé du côté gauche de l'animal, tandis que chez la Physe il est situé du côté droit. Le genre *Planorbis*, dont la coquille est discoïdale et presque symétrique, se comporte à ce point de vue comme un genre sénestre : la fig 57 représente un embryon de *Planorbis albus* vu dorsalement. La coquille est presque absolument symétrique ; mais la torsion de l'animal est déjà très sensible, et l'anus s'est fortement déplacé vers la gauche et du côté dorsal. Les deux lobes hépatiques sont très inégaux : celui de droite est le plus volumineux.

J'ai aussi étudié des embryons d'*Ancylus fluviatilis* : ces larves, si curieuses par leur coquille en forme d'ombrelle déprimée au centre,

(1) Die Gasteropoden Fauna des Baikal Sees. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St-Pétersbourg*, 7e série, tome XXII.

ont leurs lobes hépatiques conformés comme ceux des *Physa* : le lobe droit est beaucoup plus considérable que le lobe gauche.

En résumé, les Pulmonés possèdent deux lobes hépatiques à l'état larvaire ; cette disposition est légèrement masquée chez les Pulmonés terrestres, car elle ne s'établit qu'assez tard dans le cours du développement.

A l'état adulte, le foie est également formé de deux lobes ; exception doit être faite pour le genre *Peronia* qui présente, d'après Jhering, trois orifices hépatiques : cette conformation est probablement comparable au cas des Æolidiens et des Fissurellidés.

L'estomac larvaire se retrouve encore à l'état adulte dans un certain nombre de formes. Les genres dextres et les genres sénestres montrent dans leur torsion et dans les dimensions relatives des lobes hépatiques une organisation symétrique.

7. OPISTHOBRANCHES.

1° Nudibranches. J'ai indiqué plus haut les résultats fournis par l'étude de l'*Æolis exigua*. Comme il ne m'a pas été possible d'étudier le développement complet d'autres Opisthobranches, il suffira d'indiquer les observations isolées dont il me reste à parler, en même temps que j'exposerai brièvement les travaux qui ont été faits sur le foie des Opisthobranches.

a. *Polybranches*. En 1845, Alder et Hancock (1) ont décrit et figuré le tube digestif d'un grand nombre de Polybranches. La plupart (*Æolis, Dendronotus, Scyllæa, Doto*) ont la même conformation de l'appareil hépatique : on trouve un seul canal du côté droit de l'estomac, en avant de l'intestin ; il peut être en rapport avec plusieurs papilles dorsales ; l'ensemble des cœcums contenus dans ces papilles correspond certainement au lobe hépatique droit de l'embryon ; à gauche de l'estomac s'ouvre un canal hépatique à peu près symétrique du précédent : enfin un gros canal postérieur et médian débouche dans la région postérieure de l'estomac ; ses branches fournissent des cœcums hépatiques à toutes les autres papilles

dorsales situées à droite et à gauche du corps. Ces deux derniers canaux hépatiques proviennent du lobe gauche de l'embryon. Dans le genre *Eumenis*, la division des canaux hépatiques est poussée plus loin : les deux canaux antérieurs situés à droite et à gauche de l'estomac se dédoublent, de sorte qu'il existe en tout cinq conduits distincts.

Dans le genre *Fiona*, d'après Alder et Hancock, et aussi dans le genre *Elysia*, d'après Souleyet (**24**), il se produit un phénomène inverse ; on ne trouve que deux canaux hépatiques s'ouvrant à droite et à gauche dans l'estomac ; ils proviennent de deux masses hépatiques de même dimension ; mais cette symétrie n'est pas primitive : le travail de Vogt (**93**) sur le développement de l'*Elysia viridis* montre en effet que le lobe gauche du foie est très développé dans l'embryon ; le lobe droit, très réduit, lui a échappé ; son texte n'en fait pas mention, mais on peut le reconnaître dans une de ses figures (1).

Le foie du *Phyllirrhoë bucephalum* a souvent été considéré comme symétrique (2) : on sait, d'après le travail de Müller (**69**) publié en 1854, qu'il existe trois orifices hépatiques. La vérification de ce fait est d'ailleurs très facile, grâce à la transparence de l'animal. Ce cas se ramène donc à celui des Æolidiens. Le foie de l'embryon n'est pas symétrique : Schneider (3), qui s'est occupé de cette question en 1858, ne figure en effet que le lobe gauche.

L'estomac larvaire est encore aisément reconnaissable chez l'adulte dans les genres *Doto*, *Eumenis*, *Antiopa*, *Dendronotus*, ainsi qu'on peut le constater sur les dessins d'Alder et Hancock. Il n'en est plus de même dans le genre *Æolis*, car l'œsophage se dilate beaucoup, et ne se distingue pas de l'estomac.

On voit que chez les Polybranches adultes le foie montre une grande tendance à la symétrie. Cette symétrie peut se réaliser de deux manières différentes : les lobes hépatiques de l'embryon,

(1) Vogt (93), fig. 40.

(2) Voir Gegenbaur (34), page 500.

(3) Schneider, Ueber die Entwickelung der *Phyllirrhoë bucephalum* (*Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie*. 1858).

d'abord égaux, puis inégaux, s'égalisent de nouveau ; ou bien le lobe gauche conserve son grand développement relatif, mais il se divise en deux masses, et l'une d'elles vient se placer sur la ligne médiane, simulant ainsi un organe impair. On obtient alors cette disposition du foie en trois lobes signalée par R. Bergh (5). Mais dans aucun de ces cas la symétrie n'est primitive, et il faut bien se garder d'en tirer des conclusions sur la phylogénie de ces Mollusques.

b. *Anthobranches*. Dans la section des Anthobranches la constitution du foie n'est pas aussi clairement établie. Reid (79) figure en 1846 la larve de *Doris bilamellata* avec les deux diverticules endodermiques inégaux. J'ai pu vérifier sur la même espèce l'exactitude de son observation (1). Dans les *Doris* adultes, il est difficile d'indiquer la part qui revient au lobe droit et celle qui revient au lobe gauche dans la constitution du foie. Chez le *Doris tuberculata*, Alder et Hancock (1) ont figuré un canal hépatique unique, débouchant au point d'union de l'œsophage et de l'estomac ; je suis assez enclin à considérer ce canal et le foie tout entier comme provenant du lobe gauche de l'embryon ; dans cette supposition on pourrait peut-être chercher le rudiment du lobe droit dans le cul-de-sac décrit par Cuvier (20) comme une vésicule du fiel, et par Alder et Hancock comme un organe pancréatique ; mais une comparaison de cette nature ne peut avoir aucune certitude, tant qu'elle ne sera pas appuyée sur des faits tirés de l'embryogénie.

Dans d'autres espèces de *Doris* (*D. pilosa*) le foie s'ouvre par plusieurs canaux, probablement par suite d'une transformation comparable à celle que nous avons observée chez les Æolidiens.

L'estomac des Anthobranches est souvent bien délimité : chez le *Doris tuberculata* notamment il présente, d'après la figure d'Alder et Hancock, la même forme générale qu'à l'état larvaire.

Il en est de même pour deux genres dont la position systématique n'est pas exactement fixée : le genre *Tritonia*, d'après les recherches

(1) La coquille a été cependant mal représentée : elle est figurée symétrique ; je me suis assuré qu'elle est en réalité sénestre.

des mêmes auteurs, et le genre *Corambe*, d'après mes observations (**27**).

2° Tectibranches. J'ai examiné une ponte provenant du bassin d'Arcachon, et qui doit probablement provenir de l'*Aplysia fasciata*. Les larves étudiées possédaient une coquille décrivant un peu moins d'un tour. L'estomac montre à l'intérieur une spirale munie de petits bâtonnets ; en avant de l'estomac on trouve les deux lobes hépatiques ; celui de gauche est le plus gros, il présente une cavité interne ; le lobe droit, moins développé, est plein ; on trouve à son intérieur une grosse sphère réfringente ayant évidemment un rôle nutritif. Dans une des cellules du lobe gauche, on remarque une sphère identique.

Des embryons d'*Aplysia depilans*, recueillis à Guéthary, présentaient à peu près le même aspect ; toutefois, au lieu d'une sphère réfringente, on trouvait dans chaque lobe un amas de globules réfringents.

Je ne figure pas ici les embryons que j'ai observés : on trouve en effet dans le travail de R. Lankester (**54**), paru en 1875, des représentations de ces lobes hépatiques dans une espèce de *Pleurobranchidium* et chez l'*Aplysia depilans*. Ces organes sont considérés par le zoologiste anglais comme des masses vitellines résiduelles ; ils m'ont paru beaucoup plus inégaux que ceux qui sont figurés par cet auteur. A des stades plus jeunes, ils sont sensiblement égaux, mais leur disposition n'est pas symétrique : le lobe gauche se porte du côté dorsal, tandis que le lobe droit est dévié vers la face ventrale. Cette asymétrie est extrêmement précoce ; elle est facile à reconnaître, car les deux masses nutritives enclavées dans les deux lobes endodermiques ne sont autre chose que les deux gros éléments endodermiques qui se forment de très bonne heure pendant la segmentation. Blochmann (**9**), qui a étudié en 1883 le développement d'*Aplysia limacina*, les figure à divers stades : ils sont déjà constitués au stade 4, pendant lequel on observe, contrairement au cas normal, deux grandes cellules et deux petites cellules ; dès le stade 8, les quatre petites cellules se disposent en croix par rapport aux quatre grosses cellules (1) ; la symétrie de l'embryon est donc détruite.

(1) J'ai observé chez l'*Aplysia fasciata* que dès le stade 4, les quatre cellules se groupent en tétraèdre, de sorte que l'embryon a déjà perdu toute symétrie.

Lorsque la segmentation est à peu près égale, les choses peuvent se régulariser ensuite ; mais si, comme dans le cas actuel, les éléments endodermiques, de grande taille et peu nombreux, ne se divisent que tardivement, le plan de symétrie des organes ectodermiques peut se trouver longtemps distinct de celui des organes d'origine entodermique. Quelle que soit la valeur de cette tentative d'explication, il est certain que le blastopore, de forme allongée, n'est pas situé dans le plan de symétrie des deux grosses cellules endodermiques : les figures de Blochmann le montrent clairement, et j'ai vérifié cette particularité.

Nous admettrons donc qu'une telle situation des deux masses nutritives n'est pas primitive, et qu'elle résulte d'un trouble apporté au processus de la segmentation par la présence d'une grande quantité de vitellus. La symétrie ne se rétablit que beaucoup plus tard, lorsque la coquille a décrit près d'un tour.

La situation de l'une des masses de réserves dans la paroi du lobe endodermique gauche rend peu vraisemblable l'hypothèse de Fol (**30**), d'après laquelle les lobes nutritifs ne tarderaient pas à s'atrophier, et seraient sans rapport avec le foie : au contraire, dans le cas présent, les substances nutritives sont localisées, au moins du côté gauche, dans une partie du lobe hépatique ; il y a donc un rapport intime entre ces deux formations.

J'ai examiné le foie de jeunes Aplysies, de 3 ou 4 millimètres de long, il présentait déjà tous les caractères de l'adulte.

Cuvier (**20**) a décrit très exactement le foie de l'animal adulte, et j'ai retrouvé toutes les parties qu'il indique. Un long cœcum s'ouvre dans la cavité stomacale ; le foie débouche par plusieurs orifices situés les uns à droite, les autres à gauche ; la masse hépatique n'est pas séparable par la dissection en plusieurs masses distinctes.

Les embryons de *Philine aperta* (fig. 68) montrent deux lobes hépatiques parfaitement distincts *f*, *f'*, disposés à droite et à gauche de l'estomac. Je n'ai pas suivi le développement de cet animal. D'après Vayssière (**92**), il y aurait aussi chez l'adulte deux canaux hépatiques débouchant dans un petit renflement de l'intestin.

*
* *

Il nous reste à comparer en quelques mots le foie des Opisthobranches avec celui des Ptéropodes. Les larves de ces animaux se ressemblent d'une manière frappante : elles se développent à peu près dans les mêmes conditions extérieures : pour ces raisons, il est très probable que le développement du foie est analogue dans ces deux types.

Les travaux de Fol (**30**), en 1875, conduisent cependant à une conception différente : d'après cet auteur, les deux sacs nutritifs se fusionnent bientôt en une seule masse dont l'existence n'est que temporaire ; le foie se développe chez les Hyaléacés comme un diverticule de la paroi stomacale, près du pylore ; chez les *Creseis*, les cœcums hépatiques naissent en partie sur la paroi de l'estomac, en partie sur le canal efférent du sac nutritif. Je crois que ces faits peuvent devenir plus clairs, et recevoir une interprétation un peu différente, si on les rapproche de ceux que j'ai observés chez l'*Æolis exigua*. On voit en effet (fig. 67), que les cœcums hépatiques $p\ p'$, $q\ q'$, r, se forment sur les parois des deux lobes hépatiques $f\ f'$ de l'embryon. Plusieurs de ces cœcums p, q, q', peuvent même être considérés comme naissant sur le canal excréteur du lobe hépatique gauche. Le cas des Opisthobranches et celui des Ptéropodes sont donc comparables. D'autre part, les lobes hépatiques proprement dits de l'embryon d'*Æolis* ne donnent pas la portion glandulaire du foie ; j'ai montré qu'ils se transforment en canaux hépatiques par suite d'une modification de leurs éléments cellulaires ; il n'en est pas moins vrai que ces lobes hépatiques fonctionnent dans la larve comme une glande digestive. Fol cite d'ailleurs des cas (*Creseis*, *Styliola*), dans lesquels le sac nutritif s'accroît, au lieu de se résorber, après la disparition des réserves nutritives, et se charge de granulations jaunes tout à fait pareilles à celles du foie, de sorte que cet organe remplit provisoirement le rôle de la glande hépatique. En ce qui concerne la fusion des deux sacs nutritifs en un seul, et la naissance du foie définitif aux dépens des parois de l'estomac, je crois que ces assertions ne sauraient être considérées comme complètement établies, tant que les embryons n'auront pas été étudiés par le procédé des coupes sériées.

Fol croit trouver le reste du sac nutritif de la larve dans l'organe en forme de cœcum décrit sous le nom de vésicule biliaire par Souleyet (**24**) chez le *Hyalœa trispinosa* et dans le genre *Cleodora* ;

mais le développement de cet organe n'a pas été suivi, et comme il n'est pas rare de rencontrer un cœcum dans cette région du tube digestif, il faut procéder à ces comparaisons avec une grande prudence.

Fol invoque une autre raison pour prouver l'indépendance du foie et des sacs nutritifs : il compare les Ptéropodes aux Céphalopodes, chez lesquels les rudiments du foie se forment aux dépens du tube digestif et pénètrent peu à peu dans la masse vitelline. Je crois que cette raison n'est pas absolument probante ; en effet, le vitellus des Gastéropodes a une constitution cellulaire facile à établir : les sacs nutritifs sont formés par des cellules à parois distinctes, remplies de granulations vitellines. Au contraire, dans le vitellus des Céphalopodes, on ne signale pas d'éléments cellulaires autres que les cellules superficielles de la membrane périvitelline ; il est de toute impossibilité que le foie provienne des parties profondes du vitellus ; en outre, les rapports de l'endoderme avec la membrane périvitelline sont encore bien obscurs, le blastopore n'est pas décrit, la naissance de l'archentéron n'est pas établie. Les comparaisons que l'on peut faire dans ces conditions ne sont rien moins que sûres, d'autant plus que l'homologie du vitellus dans les deux groupes n'est pas démontrée. Au contraire, la comparaison est bien plus facile avec les Opisthobranches, et les conclusions que j'ai exposées me paraissent beaucoup plus vraisemblables. D'ailleurs, dans un travail récent (1), Knipowitsch admet que chez le *Clione limacina* les cellules endodermiques chargées de réserves vitellines se transforment et donnent les cellules hépatiques.

L'estomac des Ptéropodes, d'après Krohn (**48**) et d'après Fol (**30**) ne correspond pas toujours à celui de la larve : il peut s'y adjoindre une portion dilatée de l'œsophage : c'est un point de ressemblance de plus avec certains Opisthobranches (*Æolis*).

(1) Knipowitsch, Zur Entwicklungsgeschichte von *Clione limacina*. *Biologisches Centralblatt*. Bd. XI. 1891.

IV.

CONSIDÉRATIONS SUR LA MORPHOLOGIE DU FOIE DANS L'ENSEMBLE DE L'EMBRANCHEMENT DES MOLLUSQUES. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

8. DISPOSITION DU FOIE CHEZ LES MOLLUSQUES SYMÉTRIQUES.

Je vais passer rapidement en revue les faits connus sur le développement du foie chez les Mollusques dont le corps est symétrique.

1° *Lamellibranches.* Le *Sphærium corneum* nous offre l'exemple d'un cas rappelant absolument celui de la Paludine. Les figures de Ziegler (**98**) montrent l'existence de grosses cellules formant le revêtement ventral de l'archentéron ; bientôt de petites cellules se développent sur la ligne médiane du côté ventral, et il se forme de la sorte deux diverticules endodermiques latéraux, dont les orifices de communication avec l'estomac se rétrécissent graduellement. Ce mode de développement très primitif du foie n'est pas surprenant chez un type dont la gastrula se forme par embolie. Comme chez les Pulmonés aquatiques, le blastopore est allongé ; mais il se ferme complètement ; l'anus se rouvre à son extrémité postérieure, et l'invagination du stomodæum se produit à son extrémité antérieure.

Le développement du genre *Teredo*, suivant Hatscheck (**38**) montre au contraire une grande condensation embryogénique : l'endoderme est longtemps représenté, comme chez l'Aplysie, par deux grosses cellules : celles-ci donnent naissance à des cellules plus petites formant les parois de la cavité archentérique, sauf sur les faces latérales constituées par les deux grosses cellules ; elles entrent ensuite dans la constitution des lobes hépatiques, où l'on peut les observer longtemps encore. Les deux lobes hépatiques ne sont d'abord pas distincts du côté ventral : la fig. 32 de Hatscheck et ma fig. 11 relative à la Paludine sont très analogues ; bientôt les

cellules cylindriques s'étendent aussi du côté ventral, ce qui détermine la formation de deux diverticules endodermiques. Ce stade a été signalé par un grand nombre d'auteurs chez plusieurs types de Lamellibranches : on trouvera plus haut (Chapitre 1) l'énumération des principaux cas. Je l'ai revu moi-même dans une ponte de Lamellibranche qui a été expédiée de Lannion (1) par mon ami M. Le Dantec.

Nous pouvons conclure de ces recherches que le développement du foie se fait de la même manière chez les Gastéropodes et chez les Lamellibranches. Chez l'adulte, la conformation peut subir d'assez grandes variations : l'estomac peut être divisé en plusieurs parties par des étranglements de ses parois ; il arrive le plus souvent que les canaux hépatiques, au nombre de deux dans l'embryon, en donnent plusieurs en se divisant, de sorte qu'on peut trouver chez l'adulte un assez grand nombre d'orifices hépatiques de chaque côté de l'estomac : c'est une modification que nous avons observée également chez certains Opisthobranches.

Le genre *Nucula*, généralement considéré comme un des plus primitifs parmi les Lamellibranches, possède à l'état adulte un estomac très peu compliqué, rappelant celui de la larve. D'après Pelseneer (73), cet estomac est un simple sac dépourvu de tout cœcum, qui reçoit à droite et à gauche un très petit nombre de conduits biliaires.

2° *Scaphopodes*. De Lacaze-Duthiers (49) a décrit en 1856-57 le développement et l'organisation du Dentale. Le foie et l'estomac se développent tous deux aux dépens d'un rudiment commun, le blastème gastro-hépatique de cet auteur. Les cellules hépatiques se forment sur les parois de l'estomac, à droite et à gauche ; bientôt les deux lobes du foie se divisent en cœcums. Chez l'adulte le foie se compose également de deux lobes qui s'ouvrent par deux canaux très larges dans la cavité stomacale.

3° *Céphalopodes*. Il règne encore beaucoup d'incertitude au sujet

(1) Aucune ponte de Lamellibranche n'ayant été décrite jusqu'ici, du moins à ma connaissance, le fait est intéressant à noter. La ponte avait exactement l'aspect et la taille de celle de l'Arénicole. Les embryons possédaient une coquille bivalve bien formée.

du développement du foie des Céphalopodes : la masse vitelline trouble beaucoup par son volume énorme l'évolution des feuillets, et malgré des recherches fort nombreuses, l'origine de l'endoderme est encore incomplètement connue. Si l'on admet avec VIALLETON que la membrane périvitelline représente l'endoderme, le foie se formerait, ainsi que chez les autres Mollusques, comme deux évaginations endodermiques. Des recherches récentes de WATASE publiées en 1888 conduisent à d'autres résultats : l'estomac serait formé par le proctodæum, c'est-à-dire qu'il serait d'origine ectodermique ; la membrane périvitelline n'aurait aucune part dans l'évolution du tube digestif, et ne tarderait pas à disparaître. Un tel développement est en contradiction avec ce que nous savons des autres Mollusques, et je préfère me ranger à l'opinion de VIALLETON. L'étude du Céphalopode de GRENACHER pourrait sans doute résoudre la question; mais les renseignements fournis par cet auteur sont très peu nombreux à ce point de vue : nous savons seulement qu'il n'y a pas de vitellus externe.

Le développement de l'estomac a été décrit en détail par BOBRETZKY (11) en 1877 dans le genre *Loligo*. Les parois stomacales se spécialisent d'abord dans la région dorsale, c'est-à-dire sur la face tournée vers la glande coquillière : du côté du vitellus la paroi est formée seulement par la membrane périvitelline (1). Cette disposition rappelle celle de la Paludine (Pl. x, fig. 11), chez laquelle les cellules vitellines sont situées ventralement. On voit ensuite se former les deux diverticules creux qui représentent l'ébauche du foie. La forme de l'estomac se modifie graduellement par l'apparition d'un cœcum qui est très développé chez l'adulte et souvent enroulé en spirale. Les orifices hépatiques, disposés d'abord comme chez les autres Mollusques, se déplacent peu à peu et entrent en rapport avec le cœcum.

Le travail un peu antérieur de R. LANKESTER (56) conduit presque aux mêmes conclusions.

BALFOUR (2) a signalé une différence dans la position du sac vitellin chez les Céphalopodes et chez les Gastéropodes (2) : dans les genres *Nassa* et *Fusus* le sac vitellin est d'abord dorsal, tandis que

(1) Voir BOBRETZKY (11), fig. 23 et 27.

(2) Voir BALFOUR (2), pag. 268.

chez les Céphalopodes il est situé du côté ventral du corps : nous savons maintenant que cette différence n'est qu'apparente ; elle est causée par la torsion précoce du tube digestif des Gastéropodes ; et en étudiant des stades très jeunes, on trouve un vitellus disposé ventralement (*Paludina*) comme chez les Céphalopodes (1). Le développement est donc le même, dans ses grands traits, chez ces deux classes de Mollusques ; les points de rapport deviendront sans doute plus nombreux encore lorsque les questions relatives à l'origine de l'endoderme, et à la formation du blastopore, pourront être abordées.

3° Amphineures.

Polyplacophores. Kowalevsky (46) a étudié en 1879 le développement du *Chiton Polii.* D'après ses observations les parois latérales de l'archentéron forment les deux premiers lobes du foie. Dans son mémoire plus étendu (47) publié en 1883, il considère, mais avec quelques réserves, l'origine première du foie comme impaire et ventrale.

Chez l'adulte, la disposition est encore assez mal connue. D'après un travail de Schiff (83) publié en 1857, l'estomac du *Chiton piceus*, en forme de cornemuse, reçoit la sécrétion hépatique ; mais l'auteur n'a pas réussi à distinguer de quelle manière les canaux du foie s'y abouchent.

B. Haller (37) a décrit en 1881 le foie et l'estomac du *Chiton siculus* et du *Chiton fascicularis.* Dans ces deux espèces, le foie se compose de deux lobes inégaux, s'ouvrant séparément dans l'estomac par un grand nombre d'orifices distincts.

Solénogastres. La constitution du foie est toute différente chez les Solénogastres. Cet organe est décrit d'une manière très complète

(1) L'étude de la torsion conduit à un autre résultat intéressant. J'ai parlé plus haut (p. 284) du travail de Boutan (12) sur la Fissurelle et de celui de Patten (72) sur Patelle. Ces auteurs n'ont pas bien mis en lumière l'importance de la situation d'abord ventrale de la cavité palléale ; mais ils l'ont exactement figurée. A ce stade, la coquille a son apex situé dorsalement, ainsi qu'on pouvait s'y attendre : la position de la coquille est donc la même que chez le Nautile. Plus tard, par suite de la rotation qu'elle a subie, elle semble enroulée en sens contraire.

dans le récent travail de Pruvot (75), qui a étudié plusieurs espèces différentes au moyen des coupes sériées, et qui a donné des figures représentant la section transversale du tube digestif. La paroi dorsale est tapissée sur toute la longueur de cellules ciliées, qui se disposent parfois de manière à constituer une gouttière longitudinale (*Dondersia banyulensis*) ; les parois latérales et ventrale n'ont pas le même caractère histologique : elles sont formées par de grosses cellules hépatiques. De place en place le tube digestif est bosselé irrégulièrement chez le *Dondersia banyulensis* ; mais dans d'autres espèces il est régulièrement étranglé de distance en distance par des brides musculaires dorso-ventrales qui simulent un commencement de métamérisation.

Le foie n'arrive donc pas à constituer chez ces animaux un organe distinct : il n'est représenté que par une différenciation histologique des parois du tube digestif, et s'est arrêté à un état en quelque sorte embryonnaire, par rapport aux complications qu'il subit chez les autres Mollusques. A ce point de vue, il est intéressant de comparer une des figures du tube digestif de *Dondersia* (1) avec notre fig. 11 représentant la section de l'archentéron d'une très jeune Paludine : l'état physiologique rappelé par ce stade de la Paludine est donc complètement réalisé chez les Solénogastres adultes.

En présence de ce résultat, on peut se demander si les indices de métamérie signalés par Pruvot dans le tube digestif ne se retrouveraient pas également chez les autres Mollusques. En effet, les Solénogastres montrent aussi une certaine métamérie dans la conformation de leur système nerveux, qui présente souvent des commissures transversales assez régulièrement disposées. Il est difficile de dire si cette métamérie est en voie de formation, ou en voie de disparition ; mais si elle est réelle, on peut en chercher des traces dans les groupes de Mollusques les plus primitifs. Dans cette hypothèse, les deux lobes hépatiques de l'embryon véligère correspondraient à l'ensemble des métamères hépatiques, qui ne s'individualiseraient que plus tard, par suite d'un de ces retards fréquents dans les phénomènes embryogéniques, en formant les principales divisions du foie. Les types chez lesquels le foie débouche par plusieurs orifices dans l'estomac (Lamellibranches, Polyplacophores,

(1) Voir Pruvot (75), fig. 22.

Fissurellidés, quelques Opisthobranches) seraient de la sorte plus primitifs que ceux dont le foie, par un phénomène de condensation, ne présente plus qu'une paire d'orifices. La grande régularité des cœcums hépatiques de la larve des *Dentalium* (1) semble venir à l'appui de cette hypothèse sur la constitution du foie.

9. COMPARAISON DU FOIE DES MOLLUSQUES AVEC CELUI DE QUELQUES INVERTÉBRÉS.

BRACHIOPODES.

Le foie des Brachiopodes présente, comme nous allons le voir, absolument la même conformation et le même développement que celui des Lamellibranches. Dans le genre *Argiope*, d'après Schulgin (2), le foie est constitué par deux masses symétriques s'ouvrant de chaque côté dans le renflement stomacal par 5-8 canaux hépatiques.

De Lacaze-Duthiers a montré que chez la Thécidée (3), le foie se compose de deux amas symétriques contenant chacun 10-16 cœcums excréteurs, et s'ouvrant par deux orifices dans un renflement du tube digestif qui n'est autre que l'estomac; quelques cœcums peuvent avoir parfois un canal spécial. La disposition est très analogue dans les genres *Crania* et *Terebratulina*. De Lacaze-Duthiers conclut en comparant le foie des Brachiopodes à celui des Lamellibranches.

Le développement du foie a été étudié par Kowalevsky (4) dans le genre *Argiope* : cet organe apparaît comme une paire de diverticules endodermiques latéraux.

(1) Voir De Lacaze-Duthiers (49), pl. 9, fig. 1.

(2) Schulgin, *Argiope Kowalevskii* (Ein Beitrag zur Kenntnis der Brachiopoden.) *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 41. 1885.

(3) De Lacaze-Duthiers, Histoire de la Thécidie. *Annales des Sciences nat.*, 4e série, t. 15, 1861.

(4) Kowalevsky, Mémoire sur le développement des Brachiopodes. Moscou, 1874. Traduit dans : *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2e série, t. 1, 1883).

BRYOZOAIRES.

Dans les embryons de *Pedicellina echinata* les cellules hépatiques se montrent d'abord, suivant HATSCHECK (1), du côté ventral de la cavité stomacale primitive, c'est-à-dire du côté opposé au disque ciliaire.

J. BARROIS (2) a décrit, en même temps que l'auteur précédent, le développement du même animal : il a également observé les cellules hépatiques de l'embryon dans la position que je viens d'indiquer.

Les rapports sont donc les mêmes que chez les Mollusques (embryon de Paludine, Solénogastres). Dans un stade antérieur, l'archentéron indifférencié était uniformément revêtu de grosses cellules ciliées.

Plus tard, on remarque un indice de division de la masse hépatique ventrale (3) en deux lobes latéraux ; mais les choses en restent là, et la division ne s'effectue pas. Chez le *Pedicellina echinata* adulte, d'après NITSCHE (4), les cellules hépatiques sont localisées dans la même région de l'estomac que chez l'embryon : du côté opposé, c'est-à-dire sur la paroi de l'estomac voisine du pédoncule, on trouve de grandes cellules dont le rôle n'est pas bien connu.

Dans d'autres formes de Bryozoaires, le foie de l'adulte peut avoir une conformation très différente : chez le *Flustra membranacea*, d'après NITSCHE (5), les cellules hépatiques forment le revêtement d'un cul-de-sac situé du côté du funicule.

En résumé, le foie des Bryozoaires et celui des Mollusques ont quelque analogie pendant la période embryonnaire ; mais les ressemblances s'effacent complètement à l'état adulte.

(1) HATSCHECK, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 29. 1877, fig. 24 et 26.

(2) J. BARROIS, Mémoire sur l'embryogénie des Bryozoaires. Lille, 1877.

(3) HATSCHEK, *loc. cit.*, fig. 25.

(4) NITSCHE, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd 20. 1870.

(5) NITSCHE, Beiträge zur Kenntniss des Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 21. 1871.

ROTIFÈRES.

Les glandes qui débouchent de chaque côté, dans la région antérieure de l'estomac des Rotifères, se développent comme les lobes hépatiques des Mollusques : une des figures du travail de SALENSKY (1) sur le développement du *Brachionus plicatilis* montre bien cette particularité. Chez l'adulte de la même espèce, d'après MÖBIUS (2), ces glandes sont bilobées. Dans les genres *Hydatina*, d'après COHN (3) et *Trochosphæra*, d'après SEMPER (4), ces organes sont également bien développés.

FOL (30) les a comparés en 1875 aux sacs nutritifs des larves de Gastéropodes ; mais ces sacs nutritifs n'ont pas de rapport, suivant cet auteur, avec le foie de l'adulte. Malgré leurs ressemblances, l'homologie des glandes digestives des Rotifères avec les lobes hépatiques des Mollusques n'est cependant pas absolument certaine ; ces deux organes ont, en effet, des structures très différentes : chez les larves de Mollusques, la digestion se fait dans les sacs hépatiques ; chez les Rotifères, la digestion se fait dans l'estomac, dont les cellules ingèrent les substances alimentaires ; les glandes digestives paraissent avoir simplement un rôle de sécrétion.

Il est clair que dans des groupes plus éloignés, tels que les Vers, les comparaisons seraient encore plus incertaines, et se réduiraient à celles qu'on peut établir entre les larves trochosphères.

(1) SALENSKY, Beiträge zur Entwicklung der *Brachionus urceolaris*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 22, fig 15, *L d*.

(2) MÖBIUS, Ein Beitrag zur Anatomie des *Brachionus plicatilis*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 25. 1875.

(3) COHN, Bemerkungen über Räderthiere. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd 9. 1858.

(4) SEMPER, Zoologische Aphorismen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. 19. 1879.

10. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES. — APPLICATIONS A LA CLASSIFICATION.

§ 1. Développement du foie; ses rapports avec le vitellus.

J'ai distingué plusieurs stades dans l'évolution du foie chez les Mollusques :

1° Le tissu hépatique est précédé par un tissu de réserve (masse vitelline), constitué par une partie de l'endoderme. Dans les cas typiques (*Paludina*, *Sphærium* d'après ZIEGLER), ce sont les cellules situées sur la paroi ventrale de l'archentéron qui forment ce tissu ; au contraire, les cellules situées dorsalement prennent le caractère d'éléments cylindriques à plateaux. Cet état transitoire correspond à la conformation du tube digestif chez les Solénogastres adultes, telle que PRUVOT l'a décrite : les cellules ciliées sont localisées sur la ligne médiane dorsale, où elles constituent la première ébauche de l'estomac ; du côté ventral et sur les faces latérales, les parois sont formées par des cellules hépatiques.

2° L'estomac se complète par suite de l'apparition de cellules cylindriques sur la ligne médiane du côté ventral. A ce stade, la région moyenne du tube digestif comprend trois parties : l'estomac médian, et, de part et d'autre, deux diverticules endodermiques (sacs nutritifs, masses vitellines, lobes hépatiques) s'ouvrant latéralement dans l'estomac par une paire d'orifices qui se resserrent graduellement. Dans les larves écloses, les substances nutritives mises en réserve sont épuisées, et les lobes hépatiques fonctionnent aussitôt comme organes digestifs (*Æolis*).

3° Les lobes hépatiques, d'abord arrondis, se divisent en lobules, et le foie se constitue rapidement.

§ 2. Principales variations du foie.

Symétrie des lobes hépatiques. Je vais examiner maintenant dans quelle mesure les variations dans la disposition du foie et des canaux hépatiques cadrent avec les classifications généralement adoptées aujourd'hui. Les deux lobes hépatiques de l'embryon sont égaux et symétriques chez les Scutibranches (*Neritina*) : on sait que beaucoup d'autres organes de ces animaux présentent la même particularité. Il existe aussi deux lobes symétriques dans le seul genre de Pectinibranches (*Valvata*) qui possède, comme les Scutibranches, une branchie bipectinée.

Chez tous les autres Gastéropodes, les deux diverticules endodermiques sont inégaux dès leur formation (*Paludina*), ou ne tardent à le devenir : le lobe gauche est plus développé que le lobe droit. Il arrive assez souvent que chez l'adulte les deux masses hépatiques recouvrent la même importance (*Elysia. Arion, Buccinum*) ; mais cette symétrie acquise de nouveau n'a plus la valeur d'un phénomène primitif.

Nombre des canaux hépatiques. Chez quelques Scutibranches dont l'organisation est très primitive (Fissurellidés), on observe trois canaux hépatiques distincts. Il en est de même pour un certain nombre d'Opisthobranches (*Æolis*) et pour quelques Pulmonés (*Peronia*, d'après Jhering), chez lesquels le lobe gauche se divise en deux masses distinctes, ce qui porte à trois le nombre des canaux excréteurs du foie.

La pluralité des orifices hépatiques se retrouve chez les Lamellibranches, et chez les Chitonides d'après B. Haller : elle doit être considérée comme le cas normal chez les Mollusques les plus primitifs : en d'autres termes, chez les formes archaïques les deux lobes hépatiques de l'embryon se divisent pendant le développement en plusieurs masses s'ouvrant séparément dans l'estomac. Par suite d'une simplification embryogénique et d'une condensation de l'organe hépatique, cette division complète n'a plus lieu chez les formes très différenciées, et chaque lobe hépatique conserve un canal excré-

teur unique ; mais cette simplicité apparente n'est pas plus primitive que la symétrie du foie secondairement acquise dont je parlais plus haut.

On voit par ce qui précède que les modifications du foie envisagées dans leurs grandes lignes ne peuvent pas servir à caractériser les différentes classes de Mollusques ; mais elles sont utilisables pour rechercher, dans ces classes, les types les plus primitifs, montrant des organisations anatomiques semblables : les déductions ainsi obtenues concordent avec celles qui sont tirées de l'étude des autres organes. On peut aussi suivre les variations du foie dans un groupe déterminé, et les employer au besoin dans la classification.

Variations du foie et des canaux hépatiques chez les Prosobranches. Les Prosobranches se prêtent assez bien à une étude de ce genre par suite de la grande variété que présente leur organisation. Nous avons vu, à propos de la symétrie du foie, que l'étude de cet organe justifie la division des Prosobranches en Scutibranches et Pectinibranches. Ces derniers sont répartis, d'après la structure de la radule, en plusieurs groupes de moindre importance.

1° Tænioglosses. A l'exception des *Valvata*, les embryons de Tænioglosses possèdent deux lobes hépatiques inégaux : chez l'adulte nous avons observé deux dispositions différentes : dans une première série de genres l'inégalité des deux lobes du foie subsiste ; l'un d'eux, le lobe droit, peut même disparaître complètement. Il existe tous les intermédiaires entre ce cas extrême et celui des *Valvata* ; en outre la forme de l'estomac est assez constante, de sorte que toute cette série de formes montre une remarquable continuité.

Dans d'autres genres, formant un ensemble beaucoup moins homogène, les deux masses du foie subsistent chez l'adulte, et les deux canaux hépatiques ont sensiblement la même importance ; mais leurs orifices s'écartent l'un de l'autre dans le sens de la longueur d'une quantité souvent considérable.

Je vais examiner maintenant si les considérations tirées de l'étude du système nerveux, de la fausse branchie, du rein et des caractères extérieurs s'accordent avec celles qui découlent de l'étude du foie.

Le *système nerveux* est dialyneure chez tous les types de la première série, à l'exception de la Calyptrée ; il est zygoneure d'un côté ou des deux côtés dans les formes de la deuxième série.

La *fausse branchie* est filiforme chez les genres de la première série, à l'exception du genre *Calyptræa*, chez lequel elle est bipectinée, et du genre *Cerithium*, qui présente, ainsi que les genres *Pterocera* et *Chenopus*, de la deuxième série, une disposition intermédiaire ; dans les autres types de la deuxième série, la fausse branchie est bipectinée.

Le *rein* forme une seule masse dans tous les genres étudiés de la première série, et dans les genres *Chenopus* et *Pterocera* de la deuxième ; tandis qu'il est constitué par deux masses de même structure ou de structure différente dans les autres types.

Les *caractères extérieurs* de l'animal et de la coquille sont les suivants : tous les animaux de la première série sont rostrifères et ont des coquilles holostomes, à l'exception du genre *Cerithium*. Dans la deuxième série, les *Pterocera*, *Chenopus*, *Ampullaria* sont rostrifères ; les *Ampullaria* et les *Natica* sont holostomes ; les autres sont semi-proboscidifères ou proboscidifères, et siphonostomes.

2° Rhachiglosses. Le foie ne permet pas d'établir une distinction tranchée entre les Rhachiglosses et les Tænioglosses : au contraire, les autres organes fournissent plusieurs caractères différentiels.

On voit que le foie subit chez les Prosobranches une évolution comparable à celle des autres organes, puisqu'il acquiert chez les Pectinibranches les plus élevés, les Tænioglosses proboscidifères et les Rhachiglosses, une toute autre conformation que chez les Scutibranches et chez les Tænioglosses holostomes. Mais les divisions que l'on peut établir dans la série des Pectinibranches ne sont pas absolument les mêmes, suivant qu'on emploie les caractères fournis par la radule, le système nerveux, le rein, la fausse branchie, la coquille ou le foie. Les organes peuvent donc évoluer, jusqu'à un certain point, indépendamment les uns des autres. C'est pourquoi l'on se heurte à tant de difficultés dans les essais de classification naturelle fondés sur l'étude simultanée de tous les organes : il est, en effet, impossible de schématiser en quelques mots les parentés toujours complexes de ces êtres ; et comme toute classification doit

avoir en même temps un but pratique, il est souvent préférable de l'établir à l'aide d'un seul organe convenablement choisi, la radule par exemple, tout en tenant compte dans la mesure du possible, pour atténuer ce qu'une telle classification pourrait avoir de trop artificiel, des résultats généraux fournis par la connaissance des autres organes.

Paris, le 10 Mai 1892.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. J. Alder et A. Hancock. A monograph of the british nudibranchiate Mollusca. London, 1845.

2. Balfour. Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduction française. Paris, 1883.

3. Van Beneden. Mémoire sur l'anatomie de l'*Helix algira*. *Annales des Scienc. nat.*, 2e série, t. 5. 1836.

4. Van Beneden et Windismann. Note sur le développement de la Limace grise (*Limax agrestis* Linn.). *Bulletin de l'Académie royale de Bruxelles*, t. V. 1838.

5. R. Bergh. Die Cladohepatischen Nudibranchien. *Zool. Jahrbücher*. Bd. V (Systematik.). 1890.

6. F. Bernard. Recherches sur la *Valvata piscinalis*. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXII. 1890.

7. Binney. The terrestrial air-breathing Mollusks of the United States. Boston. 1851. Partie anatomique par J. Leidy.

8. De Blainville. Organisation de l'Ampullaire. *Journal de Physique*, t. 95. 1822.

9. Blochmann. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Gastropoden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 38. 1883.

10. Bobretzky. Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XIII. 1877.

11. Bobretzky. Recherches sur le développement des Céphalopodes. Moscou, 1877 (en russe).

12. Boutan. Recherches sur la Fissurelle. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2e série, t. III *bis*. 1885.

13. Bouvier. Études sur l'organisation des Ampullaires. *Mémoires publiés par la Société philomatique à l'occasion du centenaire de sa fondation*. 1888.

14. Bronn (continué par Keferstein). Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Leipzig und Heidelberg, 1862.

15. Bütschli. Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XXIX. 1877.

16. Carpenter. On the development of *Purpura lapillus*. *Ann. and Mag. of Nat. History*, 2 séries, XX. 1857.

17. Claparède. Anatomie und Entwicklung der *Neritina fluviatilis*. *Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie*. 1857.

18. Claus. Traité de Zoologie. Traduction française. Paris, 1884.

19. Cuvier. Leçons d'Anatomie comparée, 2e édition. Paris, 1835.

20. Cuvier. Mémoires pour servir à l'Histoire des Mollusques. Paris, 1817.

21. Deshayes. Mémoire sur la Calyptrée. *Ann. des Scienc. nat.*, t. 3. 1824.

22. Deslongchamps. Sur l'animal de la Calyptrée. *Mém. Soc. Linn. Calvados*, 1825.

23. Dumortier. Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. *Ann. des Scienc. nat.*, 2e série, t. 8. 1837.

24. Edoux et Souleyet. Voyage de la Bonite. Paris, 1852.

25. Von Erlanger. Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. *Morphologisches Jahrbuch*. 1891.

26. Von Erlanger. Zur Entwicklung von *Bithynia tentaculata*. *Zoologischer Anzeiger*. Bd. XIV. 1891.

27. H. Fischer. Recherches anatomiques sur un Mollusque Nudibranche appartenant au genre *Corambe*. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*. t. XXIII. 1891.

28. P. Fischer. Manuel de Conchyliologie. Paris, 1887.

29. P. Fischer et H. Crosse. Études sur les Mollusques terrestres et fluviatiles du Mexique et du Guatemala. Paris.

30. H. Fol. Sur le développement des Ptéropodes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, t. IV. 1875.

31. H. Fol. Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, t. VIII. 1879.

32. Ganine. Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. *Warschauer Universitätsberichte*. 1873.

33. Garnault. Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Bordeaux, 1887.

34. Gegenbaur. Manuel d'Anatomie comparée. Traduction française par C. Vogt. Paris, 1874.

35. B. Haller. Die Morphologie der Prosobranchier. I. Rhachiglossen. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. 14. 1888.

36. B. Haller. Die Morphologie der Prosobranchier. II. *Cypræa testudinaria* L. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. 16. 1890.

37. B. Haller. Die Organisation der Chitonen der Adria. *Arbeiten aus dem Zool. Inst. der U. Wien*, t. IV. 1881.

38. Hatscheck. Ueber die Enwicklungsgeschichte von *Teredo*. *Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien*. Bd. III. 1880.

39. Horst. Bijdrage tot de Kennis van de Ontwikkelings-geschiedenis van de Oester (*Ostrea edulis*) *Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver.* VI. 1882.

40. Von Jhering. Sur les relations naturelles des Ichnopodes et des Cochlides. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. 23. 1891.

41. Von Jhering. Ueber die Entwickelungsgeschichte von Helix. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. Neue Folge. Bd. II. 1875.

42. Jacquemin. Développement du *Planorbis cornea*. l'Institut. IV. 1836. — *Acta Acad. Cæsar. Leopold Nat. Cur.*, vol. XVIII, avec 3 pl.

43. Jourdain. Sur le développement du tube digestif des Limaciens. *Comptes rendus*, t. XCVIII. 1884.

44. Joyeux-Laffuie. Organisation et développement de l'Oncidie. *Arch. de Zoologie expérimentale et générale*, t. 10. 1882.

45. Keferstein et Ehlers. Beobachtungen über die Entwicklung von *Æolis peregrina*. Zool. Beiträge. 1861.

46. Kowalevsky. Die Entwicklung der Chitonen. *Zoologischer Anzeiger*. 1879.

47. Kowalevsky. Embryogénie du *Chiton Polii*. *Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*. Zoologie, tome I. 1883.

48. Krohn. Beiträge zur Entwicklung der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig, 1860.

49. De Lacaze-Duthiers. Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. *Annales des Sciences naturelles*. Zoologie, 4e série, t. 6, 7 et 8, 1856-57.

50. De Lacaze-Duthiers. Sur le développement des branchies des Mollusques acéphales lamellibranches. *Ann. des Scienc. nat.*, 4e série, t. 5, 1856.

51. De Lacaze-Duthiers. Mémoire sur l'anatomie et sur l'embryologie des Vermets. *Ann. des Scienc. nat.*, 4e série, t. XIII. 1860.

52. Lambron. Sur le foie de l'*Helix pomatia*. *C. rendus*, t. X. 1840.

53. Langerhans. Zur Entwicklung der Gastropoda opisthobranchiata. *Zeitchrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XXIII. 1873.

54. R. Lankester. Contributions to the developmental history of the Mollusca. *Philosophical Transactions*. Vol. 165. 1875.

55. R. Lankester. On the development of the pond-snail. *Quart. Journ. of micr. Scienc.*, 2 series, 14. 1874.

56. R. Lankester. Observations on the development of the Cephalopoda. *Quart. Journ. of micr. Science*, 2 series, 15. 1875.

57. Laurent. Sur le développement des Limaces. *Ann. franç. et étrangères d'Anatomie*. Vol. 2. 1838.

58. Leiblein. Observations anatomiques sur la pourpre des anciens, ou le Rocher droite épine (*Murex brandaris*). *Annales Scienc. nat.*, t. XIV. 1828.

59. Lereboullet. Embryologie du Limnée des étangs. *Ann. des Scienc. nat.*, 4e série, t. 18. 1862.

60. Leuckart et Nitsche. Zoologische Wandtafel. Cassel.

61. Leydig. Ueber *Paludina vivipara*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. II. 1850.

62. Lister. Exercitatio anatomica in qua de Cochleis maxime terrestribus et Limacibus agitur, omnium dissectiones tabulis aeneis illustrantur. Londini, 1694.

63. Lovén. Bidrag till Kännedomen af Molluskernas Utweckling. *Stockholm Vetenskaps Academiens Handlingar*. 1839.

64. Lovén. Bidrag till Kännedomen om Utweckling af Moll. Acephala Lamellibr. *Stockholm Vetenskaps Academiens Handlingar*. 1848.

65. Lovén. Ueber nordische Meer-Mollusken. *Archiv skandinavischer Beiträge zur Naturgeschichte*. I Theil, 1845.

66. Marshall et Hurst. Practical Zoology. London, 1880.

67. Milne-Edwards. Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris, 1857.

68. Moquin-Tandon. Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris, 1855.

69. Müller. Ueber *Phyllirrhoë bucephalum*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 5. 1854.

70. Von Nordmann. Essai d'une monographie du *Tergipes Edwardsii* (Analyse par C. Vogt). *Ann. des Scienc. nat.*, 3e série, t. 5. 1846. Voir aussi H. Fol (30), page 41.

71. Owen. On the anatomy of Calyptræidæ. *Transactions zool. Soc.* London. vol. I. 1835. Extrait dans : *Ann. des Scienc. nat.*, 2e série, t. 3, 1835.

72. Patten. The embryology of *Patella*. *Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien*, Bd. VI. 1885.

73. Pelseneer. Contribution à l'étude des Lamellibranches. *Archives de Biologie*, t. XI. 1891.

74. Poli (continué par Delle-Chiaje). Testacea utriusque Siciliæ. Parmæ. Vol. 3, 2e partie. 1827.

75. Pruvot. Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2e série, t. 9. 1891.

76. Quoy et Gaymard. Voyage de l'Astrolabe. Paris, 1834.

77. Rabl. Die Ontogenie der süsswasser-Pulmonaten. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. Neue Folge. Bd. II. 1875.

78. Rabl. Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. V. 1879.

79. Reid. On the development of the Nudibr. Moll. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, vol. 17. 1846.

80. Salensky. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XXII. 1872.

81. Sarasin. Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. *Arbeiten aus dem Zool. Zoot. Inst. in Würzburg*. Bd. 6. 1882.

82. Sars. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. *Archiv für Naturgeschichte*. Bd. 6. 1840. Idem. Bd. 11. 1845.

83. Schiff. Anatomie von *Chiton piceus*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 9. 1857.

84. Max Schultze. Ueber die Entwickelung des *Tergipes lacinulatus*. *Archiv für Naturgeschichte*. Bd. XV. 1849.

85. Selenka. Entwickelung von *Tergipes claviger*. *Niederländisches Archiv für Zoologie*. Bd. 1. 1871.

86. Selenka. Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura lapillus*. *Niederländisches Archiv für Zoologie*. Bd. 1. 1872.

87. Semper. Entwickelungsgeschichte der *Ampullaria polita*. Utrecht, 1862.

88. Siebold et Stannius. Nouveau manuel d'Anatomie comparée, Paris, 1849.

89. Stepanoff. Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwickelung von *Cyclas*. *Archiv für Naturgeschichte*. Bd. 31. 1875.

90. Stiebel. Dissertatio inauguralis, sistens *Limnœi stagnalis* anatomen. Götingæ, 1815.

91. Trinchese. Per la fauna marittima italiana. Æolididæ e famiglie affini. *Atti della R. Accad dei Lincei*, série III, vol. X. 1880.

92. Vayssière. Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. *Ann. des Scienc. nat.*, 6e série, t. IX. 1879.

93. Vogt. Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. *Ann. des Scienc. nat.*, 3e série, 6. 1846.

94. Vogt et Yung. Traité d'Anatomie comparée pratique. Paris, 1888.

95. Wegmann. Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2e série, tome II. 1884.

96. Wegmann. Notes sur l'organisation de la *Patella vulgata*. *Recueil zool. Suisse*, tome 4. 1887.

97. Wolfson. Die embryonale Entwickelung von *Lymnæus stagnalis*. *Bull. Acad. imp. Petersbourg*, t. X, 1879. Analyse dans : *Zool. Jahresbericht für* 1881.

98. Ziegler. Die Entwickelung von *Cyclas cornea*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. 41. 1885.

Zoologischer Anzeiger.
Zoologischer Jahresbericht.
Zoological Record.
Bibliotheca Zoologica (Carus).

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE IX.

Fig. 1. — Section de l'estomac d'un embryon de *Neritina fluviatilis*.

Le plan de la section est indiqué par deux flèches sur la fig. 2. *e*, *e*, revêtement épithélial de l'estomac ; *f*, lobe gauche du foie ; *f'*, lobe droit du foie.

Fig. 2. — Estomac larvaire du même embryon : le lobe droit du foie est supposé enlevé.

f, lobe gauche du foie ; *e*, estomac ; *h'*, orifice de communication de l'estomac avec le lobe droit du foie ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *c*, cœcum de l'estomac.

Fig. 3. — Estomac de *Neritina fluviatilis* adulte, vu extérieurement.

h, orifice du lobe gauche du foie ; *h'*, orifice du lobe droit ; *e*, estomac ; *c*, son cœcum ; *i*, intestin ; *œ*, œsophage.

Fig. 4. — Estomac ouvert de *Fissurella gibba* adulte,

pour montrer les trois orifices hépatiques *h*, *h*, *h*. *œ*, orifice de l'œsophage ; *i*, orifice de l'intestin.

Fig. 5. — Estomac ouvert d'*Emarginula fissura* adulte.

Mêmes lettres que dans la fig. 4.

Fig. 6. — Estomac ouvert de *Monodonta crassa*,

montrant les deux orifices hépatiques *h*, *h'*; *c*, cœcum légèrement enroulé en spirale ; *œ*, orifice de l'œsophage ; *i*, intestin.

Fig. 7. — Estomac d'*Acmœa virginea*, vu de l'extérieur.

h, orifice du foie ; *c*, cœcum très peu développé ; *œ*, œsophage.

Fig. 8. — Section de l'estomac d'*Acmœa virginea*,

au niveau indiqué par deux flèches sur la fig. 7. *e*, *e*, estomac ; *f*, *f*, *f*, foie ; *h*, orifice hépatique.

Fig. 9. — Estomac d'*Helcion pellucidum*, vu du côté dorsal.

œ, œsophage ; *h*, orifice hépatique.

Fig. 10. — Embryon de *Valvata piscinalis*.

f, *f*, les deux lobes du foie.

PLANCHE X.

Fig. 11. — Section transversale de l'embryon de *Paludina vivipara*, représenté fig. 12.

a, cavité de l'archentéron ; *d*, cellules cylindriques formant le revêtement dorsal de l'archentéron ; *x*, grosses cellules endodermiques formant son revêtement ventral ; *m*, bord gauche du manteau ; *m'*, son bord droit.

Fig. 12. — Embryon de *Paludina vivipara*, vu du côté droit.

b, bouche ; *p*, pied ; *ot*, otocyste encore ouvert ; *a*, archentéron ; *m*, bord droit du manteau ; *i*, intestin ; *an*, anus ; *œ*, œsophage.

Fig. 13. — Section transversale dans un embryon un peu plus âgé, au même niveau que dans la fig. 11.

a, cavité archentérique ; *d*, cellules columnaires dorsales ; *v*, cellules columnaires ventrales ; *f*, cellules nutritives du diverticule endodermique gauche ; *f'*, cellules nutritives du diverticule droit ; *p*, tube péricardique gauche ; *p'*, tube péricardique droit ; *m*, bord gauche du manteau ; *m'*, bord droit du manteau. La flèche située à droite indique le sens de la torsion du tube digestif.

Fig. 14. — Section transversale pratiquée au niveau de la naissance de l'intestin *i*.

A ce niveau, on voit l'ébauche des reins *r*, *r'*, et des uretères *u*, *u'* ; les autres lettres comme dans la fig. 13.

Fig. 15. — Stade plus âgé.

œ, œsophage ; *e*, estomac ; *i*, intestin ; *f*, lobe gauche du foie ; *f'*, lobe droit ; *h*, orifice hépatique gauche.

Fig. 16. — Stade encore plus âgé.

Le lobe droit *f'* a presque complètement disparu. Mêmes lettres que dans la fig. 15.

Fig. 17. — Estomac et foie d'un embryon de *Bithinia tentaculata*.

ot, otocystes ; *h'*, orifice du lobe hépatique droit ; les autres lettres comme dans la fig. 15.

Fig. 18. — Estomac de *Bithinia tentaculata* adulte.

h, *h*, les deux orifices hépatiques ; les autres lettres comme dans la fig. 15.

Fig. 19. — Estomac ouvert de *Pachychilus lacustris*.

h, l'orifice hépatique ; *œ*, orifice de l'œsophage ; *i*, intestin ; *c*, cœcum.

PLANCHE XI.

Fig 20. — Embryon de *Rissoa membranacea* sur le point d'éclore.

f, lobe gauche du foie ; *f'*, lobe droit ; *e*, estomac ; *i*, intestin.

Fig. 21. — Embryon plus jeune vu par la face ventrale, pour montrer la position presque médiane de l'anus.

b, bouche ; *a*, anus ; *m*, manteau ; *p*, pied ; *c*, coquille.

Fig. 22. — Ponte de *Rissoa membranacea*.

o, son orifice.

Fig. 23. — Estomac de l'adulte.

h, l'orifice hépatique ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *e*, estomac.

Fig. 24. — Estomac de *Littorina neritoidea*.

h, *h*, les deux orifices hépatiques ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin.

Fig. 25. — Section dans le foie d'un très jeune individu.

h, *h*, les deux orifices hépatiques ; *f*, *f'*, les deux lobes du foie ; *e*, l'estomac.

Fig. 26. — Embryon de *Littorina obtusata*.

f, *f'*, les deux lobes du foie ; *i*, l'intestin.

Fig. 27. — Animal de *Calyptræa sinensis*, vu par dessous,

pour montrer la position de la ponte. *s*, sacs ovigères.

Fig. 28. — Un des sacs ovigères.

a, son point d'attache.

Fig. 29. — Embryon de *Calyptræa sinensis* prêt à éclore.

e, estomac ; les autres lettres comme dans la fig. 26.

PLANCHE XII.

Fig. 30. — Estomac de l'embryon de *Calyptræa sinensis* représenté dans la fig. 29.

œ, œsophage ; *i*, intestin ; *e*, estomac ; *f*, lobe gauche du foie ; *h'*, orifice du lobe droit : celui-ci a été enlevé.

Fig. 31. — Estomac ouvert de *Calyptræa sinensis* adulte.

e, estomac ; *h*, orifice du grand lobe hépatique ; *h'*, orifice du petit lobe ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin.

Fig. 32. — Les deux lobes du foie du même individu.

f, grand lobe ; *f'*, petit lobe ; *h*, *h'*, leurs orifices.

Fig. 33. — Estomac de *Trivia europæa*, vu extérieurement.

œ, œsophage ; *e*, estomac ; *h*, *h*, les deux orifices hépatiques ; *i*, intestin.

Fig. 34. — Estomac ouvert de *Natica monilifera*,

pour montrer les deux orifices hépatiques *h*, *h'*. Les autres lettres comme dans la fig. 33.

Fig. 35. — Estomac ouvert de *Chenopus pes pelecani*.

Mêmes lettres que dans la fig. 31.

Fig. 36. — Foie et estomac de *Cassidaria thyrrena*,

f, foie ; *g*, glande génitale ; *h*, *h'*, les deux orifices hépatiques ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin.

Fig. 37. — Foie et estomac de *Ranella gigantea*.

Mêmes lettres que dans la fig. 36.

Fig. 38. — Estomac ouvert de *Nassa reticulata*.

œ, œsophage ; *i*, intestin ; *h*, *h'*, orifices hépatiques ; *c*, cœcum de l'estomac.

PLANCHE XIII.

Fig. 39. — Estomac ouvert de *Sipho gracilis*.

f, *f'*, les deux lobes du foie. Les autres lettres comme dans la fig. 36.

Fig. 40. — Foie du *Sipho gracilis*, vu du côté opposé à l'estomac pour montrer la séparation en deux lobes.

f, lobe hépatique du tortillon ; *x*, son canal excréteur ; *f'*, l'autre lobe ; *g*, glande génitale.

Fig. 41. — Estomac ouvert de *Purpura lapillus*.

Mêmes lettres que dans la fig. 36.

Fig. 42. — Embryon de *Purpura lapillus*, vu du côté droit.

a, anus ; *ar*, archentéron ; *œ*, œsophage ; *m*, manteau.

Fig. 43. — Estomac et foie de *Buccinum undatum*.

f, *f*, lobe hépatique du tortillon ; *f'*, l'autre lobe du foie ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *e*, estomac ; *g*, glande génitale.

Fig. 44. — Estomac du même individu, vu par sa face interne,

pour montrer les deux orifices hépatiques *h*, *h'* ; les autres lettres comme ci-dessus.

Fig. 45. — Embryon de *Nassa* sp., du côté droit.

f, lobe gauche du foie ; *f'*, lobe droit du foie ; *e*, estomac ; *i*, intestin.

Fig. 46. — Foie et estomac du même embryon, vus par la face antérieure.

œ, œsophage ; les autres lettres comme ci-dessus.

Fig. 47. — Capsule ovigère de la même espèce.

a, vue de face ; *b*, vue de profil.

Fig. 48. — Estomac de *Murex erinaceus*.

Mêmes lettres que dans les fig. 43 et 44.

Fig. 49. — Foie et estomac de *Limnœa stagnalis*.

œ, œsophage ; *g*, gésier ; *e*, estomac ; *f*, *f*, les deux lobes du foie ; *i*, intestin ; *x*, cœcum s'ouvrant dans l'estomac.

PLANCHE XIV.

Fig. 50. — Foie d'*Arion rufus* adulte.

f, *f'*, les deux lobes hépatiques ; *h*, *h'*, les deux conduits hépatiques ; *e*, estomac ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *g*, glande génitale.

Fig. 51. — Embryon d'*Arion hortensis*, vu du côté droit.

On distingue à l'intérieur les deux lobes hépatiques très inégaux *f*, *f'*, et l'estomac *e* entre les deux ; *x*, échancrure du manteau ; *c*, coquille.

Fig. 52. — Estomac du même individu, vu par la face supérieure.

Les deux lobes hépatiques sont enlevés. Mêmes lettres que dans la fig. 50. L'un des orifices hépatiques *h*, représenté en pointillé, est situé au-dessous de l'estomac et par suite caché. Les autres lettres comme dans la fig. 50.

Fig. 53. — Estomac d'*Helix pomatia*, vu extérieurement,

pour montrer les deux conduits hépatiques.

Fig. 54. — Les deux lobes hépatiques *f*, *f'* du même individu.

Un seul des deux canaux hépatiques est visible dans cette figure. Mêmes lettres que dans la fig. 50.

Fig. 55. — Coupe optique par le plan médian d'un embryon de *Limax agrestis*.

ar, cavité archentérique ; *b*, bouche ; *i*, intestin ; *c*, coquille ; *p*, pied.

Fig. 56. — Coupe par le plan médian d'un embryon de *Limnœa stagnalis*.

f, *f*, les deux diverticules archentériques qui donneront le foie : ils sont dorsal et ventral par suite de la torsion ; *b*, bouche ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *c*, glande coquillière.

Fig. 57. — Embryon de *Planorbis albus*.

h, *h*, les deux lobes du foie.

Fig. 58. — Embryon de *Limnæa auricularia*, vu par la face pédieuse.

Fig. 59. — Embryon de *Physa fontinalis*, vu également par la face pédieuse.

Ces deux figures montrent les dispositions inverses des lobes hépatiques *f*, *f*, dans l'embryon dextre et dans l'embryon senestre.

PLANCHE XV.

Fig. 60. — Embryon d'*Æolis exigua* sur le point d'éclore, vu par la face ventrale.

f, lobe gauche du foie ; *f'*, lobe droit ; *œ*, œsophage ; *i*, intestin ; *e*, estomac ; *s*, ligne spirale ; *op*, opercule ; *m*, muscle adducteur.

Fig. 61. — Estomac du même embryon, vu du côté droit.

Mêmes lettres que ci-dessus.

Fig. 62. — Coquille du même embryon, vue du côté de l'ouverture.

a, apex ; *d*, dent de la columelle : *l*, lamelle se détachant de la columelle.

Fig. 63. — Estomac *e* et diverticules endodermiques *f*, *f'*, d'un embryon moins âgé.

Fig. 64. — Stade, libre encore muni de la coquille.

Mêmes lettres que dans la fig. 60.

Fig. 65. — Stade dit planariforme.

L'animal est légèrement contracté. *x*, région dilatée de l'œsophage ; *e*, reste de l'estomac larvaire ; *a*, anus ; *o*, œil ; *ot*, otocyste. Les autres lettres comme dans la figure 60.

Fig. 66. — Stade présentant une paire de rhinophores.

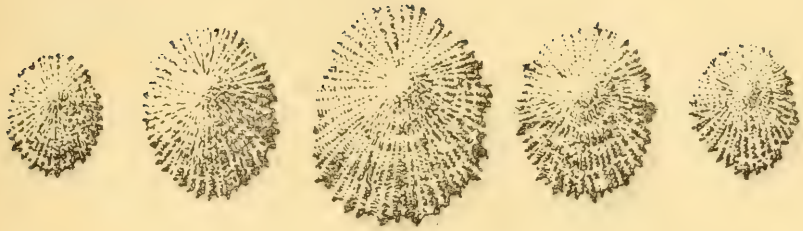
L'animal est figuré en état d'extension : la transparence des tissus laisse apercevoir la dilatation œsophagienne *x* fonctionnant comme estomac, et les deux lobes hépatiques *f*, *f'*.

Fig. 67. — Stade plus âgé.

p′, cœcum hépatique issu du lobe droit *f′* ; *p*, cœcum issu du lobe gauche ; *q*, *q′*, deuxième paire de cœcums hépatiques, provenant du lobe gauche ; *r*, début d'une troisième paire de cœcums hépatiques ; *α*, partie antérieure du lobe hépatique gauche. Les autres lettres comme dans la fig. 65.

Fig. 68. — Embryon de *Philine aperta,* vu du côté ventral.

f, *f′*, les deux lobes du foie ; *y*, organe pigmenté (œil anal).



LA CLASSIFICATION GÉNÉRALE DES MOLLUSQUES

PAR

PAUL PELSENEER,

(Gand).

Les pages qui suivent ont un double but :

1° Justifier la classification adoptée dans une « Introduction à l'étude des Mollusques » qui paraîtra prochainement, et dans laquelle, par suite du caractère dogmatique nécessaire à ce genre d'ouvrages, il n'y aura pas place pour les discussions de systèmes ;

2° Répondre à la partie générale du dernier mémoire de Von Jhering sur le même objet, paru dans le présent recueil (1), ainsi qu'à plusieurs autres travaux et ouvrages récents se rapportant à ce sujet, et dont on trouvera les titres plus loin.

Il y sera d'abord question de la classification générale proprement dite, puis des sous-groupes : je terminerai par quelques remarques sur les relations phylogénétiques des Mollusques.

(1) Von Jhering. Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes, *Bull. Scient.*, t. XXIII, 1891.

I. — CLASSIFICATION GÉNÉRALE.

1. Extension du groupe.

Von Jhering a séparé, autrefois, de l'embranchement des Mollusques, le groupe qu'il avait formé (sous le nom de Amphineura), en réunissant les Chitons et les Solénogastres ou Aplacophores (1). Cette manière de voir, qu'il a abandonnée depuis, est reprise par Roule ; ce dernier se base sur le fait que la coquille des Amphineuriens serait formée d'éléments déposés « dans les téguments ». (2)

Or, la coquille des Chitonidæ, et les spicules de tous les Amphineures se trouvent *en dehors des téguments*, comme chez les autres Mollusques (3), et sont constitués par une sécrétion épithéliale d'éléments calcaires, déposés *dans la cuticule* (4).

Sur ce point donc, et sur aucun autre d'ailleurs, il n'y a de raison pour séparer les Amphineures du groupe Mollusques.

2. Division en sous-embranchements.

1° Par Hatschek. — Sans retirer, comme Roule, les Amphineures des Mollusques, Hatschek les oppose à *tous* les autres animaux de

(1) Von Jhering. Versuch eines natürlichen systemes der Mollusken, p. 40, *Jahrb. Malacoz. Gesellsch.*, 1876. — Également : Vergleichende Anatomie des Nervensystemes der Mollusken, 1877.

(2) Roule. Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires, *Ann. d. Sci. Nat.* (*Zoologie*), sér. 7, t. XI, p. 175.

(3) Voir, par exemple : Blumrich. Das Integument der Chitonen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LII, pl. xxv, fig. 14, 15. — La prétendue « coquille » sous-épithéliale des Cymbuliidæ n'est nullement homologue à la coquille des autres Mollusques : elle est formée par la condensation du tissu conjonctif sous-cutané. La vraie coquille des Cymbuliidæ tombe pendant la vie larvaire (voir Pelseneer. Report on the Pteropoda, *Zool. Challenger Expedit.*, part. LXV, p. 92.

(4) Voir, par exemple : Hubrecht. Contribution to the Morphology of the Amphineura, *Quart. Journ. Micr. Sci.*, 1882, p. 213. — Hubrecht. *Proneomenia Sluiteri*, *Nied. Arch. f. Zool.* Suppl. Bd. II, pl. i, fig. 8 ; pl. ii, fig. 23, *ci.* — Kowalevsky et Marion. Contributions à l'histoire des Solenogastres ou Aplacophores, *Ann. Mus. Marseille* (*Zoologie*), t. III, pl. iii, fig. 2, 3, etc.

Les spicules des Pleurobranches et des Nudibranches sont seuls « dans » les téguments.

ce groupe, qu'il désigne sous le nom de Conchifera (1) : il se base essentiellement sur le développement de spicules chez les premiers, et d'une coquille seulement chez les seconds.

Abstraction faite de l'existence de spicules chez les Pleurobranches et les Nudibranches, et peut-être chez certains Rhipidoglosses (2), on devra remarquer les affinités spéciales qui existent entre les Chitons et les plus archaïques des Gastropodes proprement dits (Anisopleura Aspidobranchia) et reconnaître que la séparation appuyée sur le caractère des spicules n'est pas justifiée.

2° Par Ray-Lankester. — Les Mollusques sont divisés, comme par Huxley (3), en deux groupes : Lipocephala et Glossophora (4).

Mais, si même on ne tient pas compte de l'absence de radula chez bien des Glossophora (5), on ne pourra nier qu'il existe entre les « Lipocephala » ou Lamellibranches et certains Glossophores (les Anisopleures ou Gastropodes proprement dits), des affinités bien plus grandes (6) que celles de ces mêmes Anisopleures avec d'autres Glossophores : les Céphalopodes.

3° Par Roule. — Cet auteur voit, dans les Mollusques, deux groupes : Prémollusques ou Dentales, et Eumollusques, comprenant toutes les autres classes (7).

Or, les Dentales sont plus étroitement liés, par leur organisation, à deux classes de « Eumollusques », Gastropodes (ou Anisopleures) et Lamellibranches, que celles-ci ne le sont à une autre classe de « Eumollusques » les Céphalopodes. D'autre part, le terme Prémollusques ne conviendrait certainement pas aux Dentales, qui sont plus spécialisés non seulement que les Amphineures, mais que les Céphalopodes et les plus archaïques des Anisopleures et des Lamellibranches : par l'imparité de la glande génitale et de

(1) Hatschek. Lehrbuch der Zoologie, p. 40, 1889 ; et *in* Blumrich, *loc. cit.*, p. 404 : Aculifera-Conchifera.

(2) Dall. *Science*, t. IV, p. 144.

(3) Huxley. A manual of the Anatomy of invertebrated Animals, p. 404 : Lamellibranchia-Odontophora, 1877.

(4) Lankester. Zoological articles, p. 96. London, 1891.

(5) Cirroteuthidæ, *Neomenia*, Eulimidæ, Pyramidellidæ, *Thyca*, *Entoconcha*, Tornatinidæ, Doridiidæ, *Cymbuliopsis*, *Gleba*, Tethyidæ, *Doridopsis*, Phyllidiidæ.

(6) Pelseneer. Contribution à l'étude des Lamellibranches, *Arch. d. Biol.*, t. XI, p. 279 et suiv.

(7) Roule, *loc. cit.*, p. 175, 176.

son conduit ; par la grande flexion du tube digestif (rapprochement de l'anus et de la bouche) ; par la soudure des bords du manteau au côté ventral; par l'écartement des ganglions pédieux et pleuraux, etc.

4° Par Von Jhering. — Pour cet auteur, il y a également deux grandes divisions parmi les Mollusques (1) : la première renfermant ses Ichnopodes (= Opisthobranches + Pulmonés) et les « Ptéropodes », la seconde comprenant tous les autres Mollusques ; il désigne ceux-ci sous le nom de Arthromalakia et appelle le premier groupe Platymalakia.

On voit donc que cette classification place, d'une part, une portion des Anisopleura (ou Gastropodes proprement dits) et d'autre part, le reste de ces Anisopleures plus tous les autres Mollusques. Par conséquent, elle va à l'encontre, non seulement des idées reçues — ce qui n'est rien —, mais des faits anatomiques, puisqu'elle disjoint une classe d'animaux à organisation générale semblable et en réunit une partie à toutes les autres classes de Mollusques, malgré que la conformation en soit beaucoup plus différente.

5° Pour ma part, je ne crois pas qu'il y ait une très grande utilité à multiplier le nombre des divisions successives du groupe. Cependant il peut être bon d'indiquer, par un groupement des classes, les affinités de celles-ci entre elles ; dans ce cas, je suis d'avis que s'il est une classe qu'il faut opposer à *toutes* les autres, parce qu'elle en diffère plus que celles-ci entre elles, c'est celle des Céphalopodes.

J'ai déjà exprimé cette idée ailleurs (2). Je me suis aperçu depuis que je n'étais pas arrivé seul à cette manière de voir et que le Professeur Giard avait déjà précédemment considéré les Céphalopodes comme opposables au reste des Mollusques (3).

(1) Von Jhering. Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes, *loc. cit.*, p. 243. Voici la classification générale de cet auteur :

Arthromalakia.....	*Amphineura.* *Acephala.* *Cephalopoda.* *Solenoconchæ.* *Cochlidæ.*
Platymalakia.....	*Ichnopoda.* *Pteropoda.*

(2) Pelseneer. *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. XXV, p. LXXXVIII. 1890.

(3) Giard. *Revue scientifique*, série 2, t. VI, p. 277, 278 (1876).

Les faits essentiels sur lesquels je m'appuie pour défendre cette opinion sont les suivants :

A. Pied. — Chez l'adulte, cet organe, à l'opposé de ce que l'on voit dans tous les autres Mollusques, entoure *complètement* la bouche, qui se trouve ainsi au centre d'une ombrelle pédieuse.

Il est vrai que Von Jhering se refuse à admettre la nature pédieuse des « bras » des Céphalopodes et qu'il maintient son ancienne interprétation d'après laquelle ces organes seraient céphaliques. Mais, au travail spécial que j'ai publié sur cette question (1) et où j'ai réfuté sa manière de voir, au double point de vue morphologique et embryologique, il n'oppose aucun argument, et émet simplement l'opinion que j'ai attaché « trop d'importance à l'em- » bryologie des Dibranches » (2). Bütschli et Grobben se sont aussi récemment prononcés (3) pour la nature céphalique de ces bras, mais sans produire d'argument qui n'ait déjà été rencontré, dans mon travail précité.

D'autre part, ma démonstration de la nature pédieuse de ces organes a été appuyée :

a. Au point de vue histologique, par Jatta (4) qui a confirmé l'observation de Owsjannikow et Kowalevsky (5) que beaucoup de fibres des nerfs brachiaux proviennent des ganglions pédieux proprement dits ;

(1) Pelseneer. Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes, *Arch. de Biol.*, t. VIII. — Sur la nature pédieuse des bras des Céphalopodes, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. XXIV.

(2) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 175.

(3) *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.*, 1891, p. 64-65. Grobben met en doute (p. 64) l'homologie des ganglions pédieux des Céphalopodes avec ceux des autres Mollusques, parce que le « nerf » optique en recevrait des fibres. Or, dans les embryons très jeunes, les centres pédieux ne sont pas encore en contact avec les ganglions optiques, mais ceux-ci sont continus avec les centres cérébraux (Fol, *Arch. Zool. Expér.*, sér. 1, t. III, p. xxxiii, xl. — Vialleton, *Ann. d. Sci. nat.*, sér. 7, t. VI, p. 103, 105, — et mes observations propres) ; plus tard, les deux ganglions (pédieux et optiques) viennent en contact et échangent des fibres connectives, comme tous les centres qui se joignent : mais il n'est nullement prouvé que ces fibres venant du ganglion pédieux arrivent à la rétine, c'est-à-dire passent dans le « nerf » optique proprement dit.

(4) Jatta. La innervazione delle bracchia dei Cefalopodi, *Boll. Soc. Natur. Napoli*, t. III, p. 131 (1889).

(5) Owsjannikow und Kowalevsky. Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden, *Mém. Acad. Sci. St-Pétersbourg*, série 7, t. XI, pl. III, fig. 1, *e*.

b. Au point de vue physiologique, par STEINER, qui a montré que les lésions des centres pédieux proprement dits amènent la paralysie des bras (1).

B. Conduits génitaux. — Alors que dans les autres Mollusques, le cœlum n'entoure que le cœur seul, il s'étend d'une façon continue, chez les Céphalopodes, autour de cet organe *et des glandes génitales*.

Les autres Mollusques n'ont qu'*une paire de néphridies*, fonctionnant comme rein. Or, chez ceux-là mêmes où les produits génitaux tombent dans le cœlum (péricarde) (Aplacophores), ces produits sont expulsés *par les néphridies* jouant le rôle de reins ; et, chez ceux qui sont plus spécialisés, l'anatomie comparée montre que les conduits génitaux se sont ultérieurement développés aux dépens de ces néphridies.

Chez les Céphalopodes, au contraire, la (ou les [Nautile]) paire de néphridies fonctionnant comme reins, n'intervient jamais dans l'expulsion des produits sexuels. Les conduits génitaux sont formés par *une autre paire de néphridies* (dont il ne persiste souvent qu'une), homodynames aux reins fonctionnels (Fig. 1, 2-3)

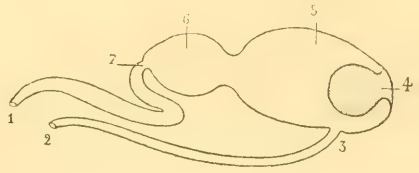


Fig. 1. — Schéma des organes génito-urinaires d'un Céphalopode dibranche (décapode), vus du côté gauche.

1, Orifice extérieur du rein ; 2, orifice extérieur du conduit génital ; 3, orifice du conduit génital dans le cœlum ; 4, glande génitale ; 5, cœlum ; 6, péricarde proprement dit ; 7, orifice réno-péricardique.

C. « Crâne » cartilagineux. — Une puissante pièce cartilagineuse qu'on n'observe dans aucun autre Mollusque, supporte ou entoure complètement le système nerveux central et reçoit l'insertion de divers muscles.

(1) STEINER. Die Functionen des Centralnervensystemes der Wirbellosen Thiere, *Sitzungsber. Akad. wiss. Berlin*, 1890, p. 46, 47.

D. Développement. — La différence sur ce point est trop connue pour que j'insiste longuement: les Céphalopodes sont les seuls Mollusques dont l'œuf se segmente incomplètement et les seuls aussi qui possèdent un sac vitellin.

Tous les autres Mollusques ont le pied ventral, tout entier en arrière de la bouche. Le nom de « Gastropodes » conviendrait donc à l'ensemble des Mollusques, opposé aux Céphalopodes.

3. Classes.

Il n'y a pas de discussion sur l'existence des groupes Céphalopodes, Lamellibranches et Scaphopodes comme classes distinctes. Mais l'accord n'existe plus sur le reste de l'embranchement, c'est-à-dire pour les groupes suivants :

1° Amphineura. — Cette subdivision est différemment comprise :

A. Par Claus. — Groupe hétérogène, coupé en Chitons (Polyplacophores), réunis aux « Gastropodes », et Solénogastres, formant, seuls, une classe distincte (1).

Or, les différences qui existent entre les Chitons et les Solénogastres sont infiniment moindres que celles qui doivent écarter les Chitons des « Gastropodes » proprement dits ; c'est ce que montrent les caractères communs ci-après, propres aux Chitons et aux Solénogastres et manquant à tous les Gastropodes proprement dits (ou Anisopleura).

a. Symétrie extérieure et intérieure complètes ; anus et orifices rénaux postérieurs ;

b. Spicules dans la cuticule de l'épithélium tégumentaire ;

c. Système nerveux à cordons palléaux réunis dorsalement au-dessus du rectum ;

d. Indices de segmentation, dans la coquille adulte ou larvaire, dans la disposition des branchies, de l'intestin, etc. (2).

(1) Claus. Lehrbuch der Zoologie, 5te Auflage, p. 637, 665.

(2) Hubrecht. *Proneomenia Sluiteri, Nied. Arch. f. Zool.* Suppl. Bd. II, p. 60.

B. Par LANKESTER. — Tout l'ensemble des Amphineura est réuni aux Anisopleura, dans les Gastropoda. Or, les différences d'Amphineures à Anisopleures (voir les caractères communs ci-dessus, n'existant pas chez ces derniers) rendent impossible la réunion de ces deux groupes dans une classe équivalente aux Lamellibranches et aux Scaphopodes, qui montrent au moins autant d'affinités avec les Anisopleura (1).

C. Par SPENGEL et autres. — La seule solution acceptable est que les Amphineura constituent une classe équivalente à Céphalopodes, Lamellibranches, Scaphopodes (2).

2° « Pteropoda ». — Tous les travaux récents conservent encore pour ces animaux une classe distincte (3).

De mon côté, j'ai montré que tous les « Ptéropodes » sont des Opisthobranches Tectibranches : les « Thécosomes » étant des Bulléens, et les « Gymnosomes », des Aplysiens. — Rien n'a été opposé aux arguments que j'ai fait valoir (4). VON JHERING se borne à trouver que « les relations des Gymnosomes aux Tectibranches sont assez problématiques » (5) ; mais il ne rencontre pas un seul point de l'exposé détaillé que j'ai donné de ces relations, exposé qui montre que les Gymnosomes sont encore plus semblables aux Tectibranches ordinaires que la plupart des Thécosomes, et que d'ailleurs ils ont bien plus d'affinités avec les Aplysiens qu'avec les Thécosomes mêmes. Je ne puis donc que renvoyer à mon travail précité et ajouter aux points de ressemblance des Aplysiens et des Gymnosomes, l'existence chez ceux-ci de la « glande de la pourpre » des premiers ; en effet, la « tache dorsale » que j'ai fait connaître chez les Pneumonodermatidæ et les Clionopsidæ (6), présente, ainsi

(1) RAY LANKESTER. Zoological Articles, p. 104, 112.

(2) SPENGEL. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXV, p. 373. — PELSENEER, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. XXV, p. LXXXVIII. — VON JHERING, *loc. cit.*, p. 243.

(3) Par exemple : CLAUS. Lehrbuch der Zoologie. — ROULE. Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires, *loc. cit.* — VON JHERING, *loc. cit.*, p. 242, 243.

(4) PELSENEER. Report on the Pteropoda, *Zool. Challenger Expedit.*, part. LXVI, p. 75-97.

(5) VON JHERING, *loc. cit.*, p. 242.

(6) PELSENEER. Recherches sur le système nerveux des Ptéropodes, *Arch. de Biol.*, t. VII, p. 109.

que je l'ai reconnu récemment, une structure identique à celle décrite par Blochman chez les Aplysiens (1).

A l'endroit précité, von Jhering dit encore que les Ptéropodes sont insuffisamment connus au point de vue des commissures pédieuses. Or, la seconde, que j'ai découverte dans tous les Gymnosomes et dans *Cuvierina* parmi les Thécosomes, a été retrouvée chez *Cymbuliopsis* (2) et existe donc probablement chez tous les « *Ptéropodes* ». Et cette commissure est identique à la « parapédale » des Aplysiens et autres Tectibranches : je viens, en effet, de constater dans *Clione* que l'aorte passe entre la commissure pédieuse proprement dite et la seconde, dorsalement à celle-ci et ventralement à la première, comme dans *Aplysia*.

Il ne suffit donc pas de dire que la classe des Ptéropodes doit être conservée : il faudrait le prouver. Et si les opinions des deux sens doivent être rapportées, je dirai que mon interprétation a été acceptée par Ray Lankester (3), Simroth (4), Norman (5).

3° Gastropoda proprement dits ou Anisopleura. — C'est ici que réside surtout le désaccord de von Jhering, non seulement avec l'auteur de ces lignes mais avec presque tous les Zoologistes. Si l'on se rapporte au tableau en note, p. 350, on verra, en effet, que ce naturaliste place les Prosobranches + les Hétéropodes (= ses Cochlides), comme une classe, dans le sous-embranchement ou phylum Arthromalakia, et les Opisthobranches + les Pulmonés (= ses Ichnopodes) comme classe, avec la « classe Ptéropodes », dans son second phylum : Platymalakia ou Platydes.

Tous ces groupes d'animaux, constituant ensemble, pour les autres Zoologistes, les Gastropodes proprement dits (Anisopleures), sont donc répartis par von Jhering en deux subdivisions d'inégale

(1) Blochman. Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXVIII, pl. xxii, fig. 7.

(2) Peck. On the Anatomy and Histology of *Cymbuliopsis calceola*, *Stud. Biol. Labor. J. Hopkins Univ.*, vol. IV, pl. xxxvi, fig. 5, *s*.

(3) Lankester. Zoological articles, p. vi, vii.

(4) Simroth. Ueber einigen Tagesfragen der Malacozoologie, *Zeitschr. Natur wiss. Halle*, Bd. LXII, p. 79-89.

(5) Norman. Revision of British Mollusca, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 6, t. V, p. 453.

valeur : l'une formant une classe (Cochlides) dans un phylum, l'autre constituant à elle seule, tout le second phylum (Platydes).

Un certain nombre d'arguments sont invoqués par von Jhering pour justifier ce démembrement, tendant à prouver les affinités des Platydes avec les Turbellariés (1) et des Cochlides avec les Annélides.

Or, personne ne conteste qu'il existe des différences entre ces « Cochlides » et ces « Platydes », *puisque ces deux groupes correspondent aux deux subdivisions généralement admises dans les Gastropodes Anisopleures.* Le désaccord réside donc dans une question d'appréciation, c'est-à-dire sur ce point :

A. — Ou bien ces différences sont-elles tout à fait primaires, suffisantes pour faire mettre les deux groupes *dans deux phylums ou sous-embranchements distincts* ;

B. — Ou bien sont-elles d'ordre inférieur, ne justifiant qu'une séparation en deux subdivisions, *dans une même classe ?*

Cela établi, si nous examinons les principaux caractères distinctifs invoqués par von Jhering, nous verrons qu'ils donnent raison à la seconde interprétation et tort par conséquent à la première.

En effet :

A. Yeux. — Pour von Jhering (2), les yeux des Ichnopodes (ou des « Platymalakia », puisque ce sont les seuls de ces derniers qui en soient pourvus) diffèrent de ceux des « Cochlides » ; et ceux des Nudibranches (Ichnopodes *pars*) seraient homologues à ceux des Turbellariés Polyclades. Or, ces derniers ont des organes visuels à bâtonnets renversés (3), tandis que les yeux des « Ichnopodes » (y compris ceux des Nudibranches) sont construits sur le même plan que dans les « Cochlides ». On peut même trouver *plus de différence dans la conformation* de deux yeux de Cochlides (*Littorina* et *Patella*) ou d'Ichnopodes (*Helix* et Nudibranches) qu'entre celui de *Littorina* et de *Helix*.

(1) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 227.

(2) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 229.

(3) Voir Carrière. Die Sehorgane der Thiere. — Lang. Die Polycladen.

B. Orifices génitaux et cavité palléale. — D'après von Jhering, l'orifice génital des « Platydes » se trouve toujours hors de la cavité palléale (1) et celle-ci n'est pas homologue de celle des « Cochlides » (2).

Or, dans les deux groupes, cette cavité est située entre le manteau et la nuque et renferme l'ouverture anale, ce qui montre assez l'homologie dans les deux cas. — En second lieu, si l'orifice génital des « Platydes » est souvent hors de la cavité palléale, cela tient à une tendance générale à la réduction du manteau (et par conséquent de la cavité palléale elle-même, sans changement dans la position de l'orifice génital) ou à la réduction de l'ouverture palléale.

Cet orifice n'est d'ailleurs pas toujours hors de la cavité palléale chez les « Ichnopodes », par exemple dans divers Bulléens : *Actæon*, *Bulla*, *Scaphander*. A ce point de vue, ces derniers seraient donc plus différents des autres « Platydes » que des « Cochlides », ce qui montre l'insuffisance du caractère.

C. Rein. — D'après von Jhering (3), les glandes génitales ne s'ouvrent jamais dans le rein des « Platydes », qui est toujours impair, tandis que les « Cochlides » *peuvent* avoir des reins pairs et des organes génitaux y débouchant.

Or, la plupart des Cochlides ont, comme les Platydes, un rein impair et un conduit génital propre : et si c'est là le cas pour *tous* les Platydes, cela tient à ce que *tous* sont plus spécialisés que les Cochlides archaïques (certains Rhipidoglosses et les Patelliens), où persiste un rudiment du second rein, et où il n'y a pas encore de conduit génital différencié. Si l'on veut donc s'appuyer sur ce caractère, ce serait pour retirer des Arthromalakia où les reins sont *pairs* et *équivalents* (Céphalopodes, Scaphopodes, Amphineures, Lamellibranches), l'universalité des « Cochlides », et pour les réunir aux « Platydes », dans le groupe Gastropodes (*s. str.*), dont le caractère essentiel est l'asymétrie plus ou moins générale.

D. Rapports de l'aorte et du système nerveux central. —

(1) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 240.
(2) *Ibid.*, p. 231.
(3) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 227.

Von Jhering insiste (1) sur le passage du tronc pédieux de l'aorte entre la commissure viscérale et la commissure pédieuse (ventralement à cette dernière), dans les Platydes et dorsalement à ces deux commissures, chez les Cochlides.

Or, il n'y a pas là un caractère d'importance capitale, puisque :

a. Parmi les Arthromalakia, il en est (Céphalopodes) où s'observe la même disposition que dans les Platydes, et d'autres (Lamellibranches) (2), où les choses se passent comme chez les Cochlides ;

b. La disposition attribuée aux Cochlides ne leur est pas générale ; dans les plus archaïques (*Haliotis*, etc.), l'aorte ne passe ni ventralement ni dorsalement à la commissure pédieuse, mais se termine, avant d'y arriver, dans un sinus où baigne entièrement la commissure pédieuse. Par spécialisation ultérieure de cette condition primitive, le sinus a donc pu se transformer en tronc vasculaire proprement dit, soit dorsalement, soit ventralement à la commissure pédieuse. Cette explication est plus logique que celle qui est jugée *seule possible* par von Jhering (3), et d'après laquelle les commissures pédieuse et viscérale se seraient constituées *postérieurement* aux artères, et d'une façon particulière dans chaque groupe.

e. Radula. — D'après von Jhering (4), chaque dent radulaire serait formée chez les Platymalakia, par quelques grandes cellules en rangée longitudinale, et chez les Arthromalakia (dont les Cochlides sont une classe), par un compartiment de nombreuses petites cellules (la chose restant incertaine pour les « Ptéropodes » parmi les premiers et pour les Scaphopodes parmi les seconds).

Pour ces derniers (Dentales), il m'a paru que la disposition est celle des Cochlides (5). Mais, pour les « Ptéropodes » (*Clio pyramidata*), j'ai constaté que, dans le fond du sac radulaire, où les dents prennent naissance, il y a, *en section transversale*, sous les trois

(1) Von Jhering. Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken, p. 164.

(2) Chez *Jouannetia* (d'après Egger. *Jouannetia Cumingii*, *Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VII, pl. x, fig. 65), chez *Nucula*, *Anodonta*, d'après mes observations.

(3) Von Jhering. Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes, *loc. cit.*, p. 201.

(4) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 227.

(5) Dans un travail paru pendant l'impression de la présente notice, Plate (Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen, *Zool. Jahrb. Abth f Morphol.* V. Bd, p. 314) a montré qu'il en est bien réellement ainsi.

dents d'une rangée, un nombre beaucoup plus grand de petites cellules génératrices : chaque dent ne serait donc pas formée par quelques cellules d'*une seule* rangée longitudinale. Il en résulte que le caractère n'est pas général à tous les Platymalakia et n'a pas l'importance que lui suppose von Jhering.

f. Osphradies (organes de Spengel, organe de Lacaze). — L'osphradium aurait une innervation hétéropleure chez les Cochlides, et homopleure chez les Platydes (1). Or, dans certains de ces derniers, les Bulléens (*Actæon*, *Bulla*), la branchie et l'osphradium sont situés presque aussi *à gauche* que dans les Cochlides, et le nerf qui s'y rend sort du côté *droit* de la commissure viscérale, d'un ganglion correspondant au supra-intestinal des Cochlides : l'innervation y est donc hétéropleure.

D'autre part, certains Cochlides, les Néritacés (= « Orthoneures ») ont l'innervation homopleure (2), le nerf branchial sortant du ganglion pleural gauche. Le caractère n'a donc pas l'importance supposée.

Il en est de même du caractère tiré de l'hermaphroditisme et de la dioïcité, puisque quelques « Cochlides » sont hermaphrodites comme tous les « Platydes » ; il y a aussi chez les Lamellibranches et les Amphineures, des groupes entiers hermaphrodites. La situation de l'oreillette par rapport au ventricule n'est pas non plus constamment différente d'un groupe à l'autre, comme von Jhering l'a d'ailleurs reconnu lui-même ; chez les Lamellibranches aussi, il y a des formes où les oreillettes sont en avant du ventricule, d'autres où elles s'étendent en arrière de ce dernier.

On voit donc que les différences invoquées pour éloigner les « Cochlides » des « Ichnopodes » ne sont pas d'ordre primaire et qu'elles correspondent à certaines autres qui distinguent des sous-groupes dans d'autres classes de Mollusques. Il faut conclure, par conséquent, à l'unité de la classe Gastropodes et à son origine monophylétique.

(1) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 231, 240.

(2) Contrairement à l'opinion de von Jhering (*loc. cit.*, p. 153), les Néritacés possèdent parfaitement un osphradium ou organe de Spengel (Bernard. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches, *Ann. d. Sci. Nat. Zoologie*, sér. 7. t. IX, p. 162)

II. — SUBDIVISION DES CLASSES.

C'est sur la façon de subdiviser les Anisopleures ou Gastropodes proprement dits, qu'il y a surtout désaccord.

En effet, pour les Scaphopodes, il n'y a pas lieu à subdiviser ; les Amphineures sont généralement partagés en Polyplacophores ou Chitons et Aplacophores ou Solénogastres, et les Céphalopodes, en Dibranches et Tétrabranches. Quant aux Lamellibranches, on peut les grouper en Protobranchiés, Filibranchiés, Pseudolamellibranchiés, Eulamellibranchiés et Septibranchiés (1).

Pour ce qui concerne les Anisopleures, ainsi qu'il a été dit plus haut, il s'y trouve deux groupes correspondant aux subdivisions appelées par von Jhering Cochlides et Platydes. Cet auteur se plaint (2) de ce qu'on n'adopte pas ses noms : mais il se méprend complètement en supposant qu'il existe une opposition systématique ou préconçue contre les dénominations qu'il propose : les termes Amphineures, Aplacophores, etc., sont, en effet, d'un usage général. Mais, dans le cas présent, il y a double raison de ne pas accepter les noms Cochlides, Platydes ou Ichnopodes :

1° Parce que leur acceptation impliquerait forcément un ralliement aux idées systématiques qu'ils expriment, c'est-à-dire au polyphylétisme des Gastropodes Anisopleures, chose que nous nous refusons absolument à accepter ;

2° Parce que, d'ailleurs, ces termes n'ont pas, d'une façon absolue, la priorité qu'invoque von Jhering en leur faveur.

En effet, Spengel est le premier qui ait groupé en deux subdivisions opposées et *équivalentes* : d'une part les Opisthobranches, Pulmonés et Ptéropodes (3) ; d'autre part, les Prosobranches et

(1) Pelseneer. Contribution à l'étude des Lamellibranches, *Arch. d. Biol.*, t. XI.

(2) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 183, 237.

(3) Spengel. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXXV, p. 373. — Latreille, de Blainville, Owen et Gray avaient déjà, il est vrai, tenté de réunir ensemble les Gastropodes hermaphrodites, mais leurs classifications étaient excessivement imparfaites. Celle de Mörch (On the systematic value of the organs which have been employed as fundamental characters of the

Hétéropodes, sous les noms respectifs de Euthyneura et Streptoneura. Les noms employés par von Jhering sont Platycochlides (puis Platymalakia), Ichnopodes, Cochlides. Or :

Platycochlides (1876) = Euthyneura (1880) + Cephalopoda.

Ichnopoda (1876) = Euthyneura — Pteropoda.

Aucun de ces deux noms n'est donc synonyme de Euthyneura. Quant à Platymalakia ou Platydes (1891), il lui est équivalent, quoique dans l'esprit de son auteur il soit opposé à tout le reste des Mollusques ; mais il n'a plus la priorité.

D'autre part, von Jhering ne pourrait accepter (1) que Streptoneura soit synonyme de Cochlides, puisqu'il n'admet pas que ses « Orthoneures » (Cochlides, pars, voir plus loin), soient Streptoneures.

Pour ces motifs, je considère comme acquis les noms Streptoneures et Euthyneures, pour désigner les deux divisions primaires (sous-classes) des Gastropodes Anisopleures (2).

Voyons maintenant quelles subdivisions il faut admettre dans ces deux sous-classes.

1. Streptoneures.

Dans ce groupe (qu'il appelle Cochlides), von Jhering distingue trois ordres : Orthoneures, Chiastoneures, Hétéropodes.

On sait que les « Orthoneures » ou « Gastropodes Prosobranches à commissure viscérale non croisée » ont déjà donné lieu à une

classification of the Mollusca, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 3, t. XVI), quoique plus parfaite, oppose aux « Androgynes », les Gastropodes restants plus d'autres Mollusques, et rompt par conséquent aussi l'unité de la classe Gastropoda.

(1) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 137.

(2) Je n'ai pas à revenir ici sur les divisions proposées par de Lacaze-Duthiers, divisions que j'ai déjà repoussées ailleurs (Pelseneer. Sur la classification des Gastropodes d'après le système nerveux, *Bull. Soc. Zool. France*, t. XIII, p. 113 et suiv.) et qui ont été combattues par Vayssière (Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille, *Ann. Mus. Marseille*, *Zoologie*, t. III, p. 16) et par von Jhering (*loc. cit.*, p. 237).

longue discussion : l'existence des Orthoneures (dans le sens où ce mot est pris par son auteur) a été successivement combattue par Spengel (1), Haller (2), Bütschli (3) Bouvier (4) et moi-même (5).

Après avoir d'abord maintenu sa manière de voir (6), von Jhering reconnaît maintenant (7) que le plus grand nombre de ses Orthoneures ont la commissure viscérale croisée ; et il ne conserve plus dans cet « ordre » que les seuls Néritacés.

Or, pour ceux-là même, Bouvier (8) et moi (9) avons déjà exprimé l'opinion que ce ne sont pas, comme von Jhering le maintient toujours (10), des formes ayant conservé le système nerveux symétrique primitif ; et Brock (11) s'est rallié à cette façon de voir. Le système nerveux, en effet, n'est pas symétrique : le ganglion pleural gauche donne naissance au nerf branchial ; le ganglion infra-intestinal donne issue, non pas au nerf génital, mais à un gros tronc nerveux passant plus loin au-dessus du tube digestif où un ganglion viscéral innerve le rein, le cœur et les organes génitaux ; enfin, les deux centres infra-intestinal et pleural gauche sont souvent reliés par une assez longue commissure, alors que le même centre infra-intestinal est immédiatement en contact avec le pleural droit.

D'autre part, les Néritacés sont plus spécialisés que tous les autres Rhipidoglosses (*Haliotis*, etc.), où la commissure viscérale est *déjà croisée*, par :

(1) Spengel, *loc. cit.*

(2) Haller. Zur Kenntniss der Muriciden, *Denkschr. Akad. wiss. Wien*, Bd. XLV.

(3) Bütschli. Bemerkungen über die warscheinliche Asymmetrie der Gastropoden, *Morph. Jahrb.*, Bd. XII.

(4) Bouvier. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches, *Ann. d. Sci. Nat. Zoologie* sér. 7, t. III.

(5) Pelseneer. Giebt es Orthoneuren ? *Bull. Scient. Fr. et Belgique*, t. XIX.

(6) Von Jhering. Giebt es Orthoneuren ? *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLV.

(7) Von Jhering. Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes, *loc. cit.*, p. 151, 152, 242.

(8) Bouvier, *loc. cit.*, p. 292.

(9) Pelseneer. Giebt es Orthoneuren ? *loc. cit.*, p. 51.

(10) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 155.

(11) Brock. Zur Neurologie der Prosobranchiern, *Zeitschr. f. wiss. Zoot.*, Bd. XLVIII, p. 80.

1° L'existence d'une seule branchie et d'un seul osphradium ;

2° L'existence d'un seul rein ;

3° L'existence d'un orifice génital propre ;

4° L'existence d'yeux à cavité fermée ;

5° La séparation plus complète des ganglions pleuraux et pédieux, etc.

Si donc les autres Rhipidoglosses moins spécialisés ont déjà la torsion du système nerveux, *a fortiori*, le système nerveux des Néritacés ne peut pas avoir gardé la symétrie primitive.

C'est ce qui ressort des dernières recherches de Bouvier (1), auquel les Néritidés ont montré la branche supra-intestinale, jusque-là inaperçue, de la commissure viscérale, qui se présente avec les mêmes caractères que dans les autres Streptoneures.

Il y a donc lieu de maintenir la Chiastoneurie de *tous* les Streptoneures et de repousser les subdivisions « Orthoneures » et « Chiastoneures ». Les Néritacés resteront, par conséquent, dans les Aspidobranches.

Quant aux Hétéropodes, j'ai fait voir (2) que la commissure viscérale y est aussi partout croisée. Ce sont donc encore des Streptoneures typiques.

La manière de partager les Streptoneures ressort surtout des recherches de Bouvier (3). Les deux groupes qu'il faut reconnaître sont les Aspidobranches (ou Diotocardes) et Cténobranches (ou Monotocardes) (4), le premier renfermant les Rhipidoglosses proprement dits et les Docoglosses ou Patelliens ; le second, les Platypodes et les Hétéropodes.

(1) Bouvier, *Comptes rendus*, t. CXIV.

(2) Pelseneer. *Comptes rendus*, t. CXIV.

(3) Bouvier. *loc. cit.*

(4) Respectivement synonymes de Scutibranches, Rhipidoglosses *sens. lat.*, Epipodoneurés, etc., et de Pectinibranches, Aponotoneurés, etc.

2. Euthyneures.

Ce groupe renferme les Opisthobranches (y compris les « Ptéropodes », pour moi) et les Pulmonés.

Von Jhering (1) multiplie les subdivisions du premier sous-groupe, en retirant les Elysiens ou Sacoglosses des Nudibranches et les Pleurobranches des Tectibranches. Pour ce qui concerne les premiers, contrairement à ce que pense von Jhering (2), ils n'ont pas une simple analogie de ressemblance extérieure avec les Éolidiens, mais une grande conformité d'organisation intérieure. Le caractère essentiel qui les en distingue est la configuration des dents de la radula ; or cette configuration est un caractère adaptatif ou secondaire, car elle se retrouve chez une autre forme d'Opisthobranche : *Lobiger*, que von Jhering n'écarte cependant plus des Aplysiens, alors que la radula de ceux-ci est toute différente. — Quant aux Pleurobranches, c'est surtout sur l'absence de cavité palléale et de gouttière séminale, que von Jhering se base pour les séparer des Tectibranches. Mais *Umbrella*, qu'il range dans ces derniers, n'a pas plus de cavité palléale que les Pleurobranches, et la rainure séminale manque encore dans quelques autres Tectibranches.

La séparation des Sacoglosses et des Pleurobranches n'a donc pas de justification satisfaisante, et l'on peut considérer qu'il n'y a que deux groupes : Tectibranches et Nudibranches, parmi les Opisthobranches.

La présente notice ne portant que sur la classification générale, je n'entrerai pas davantage dans le détail du groupement des Euthyneures et des affinités respectives de ces Mollusques.

(1) Von Jhering, *loc. cit.*, p. 243, 245.

(2) *Ibid.*, p, 222.

Je résume, par le tableau suivant, la classification adoptée dans les pages précédentes :

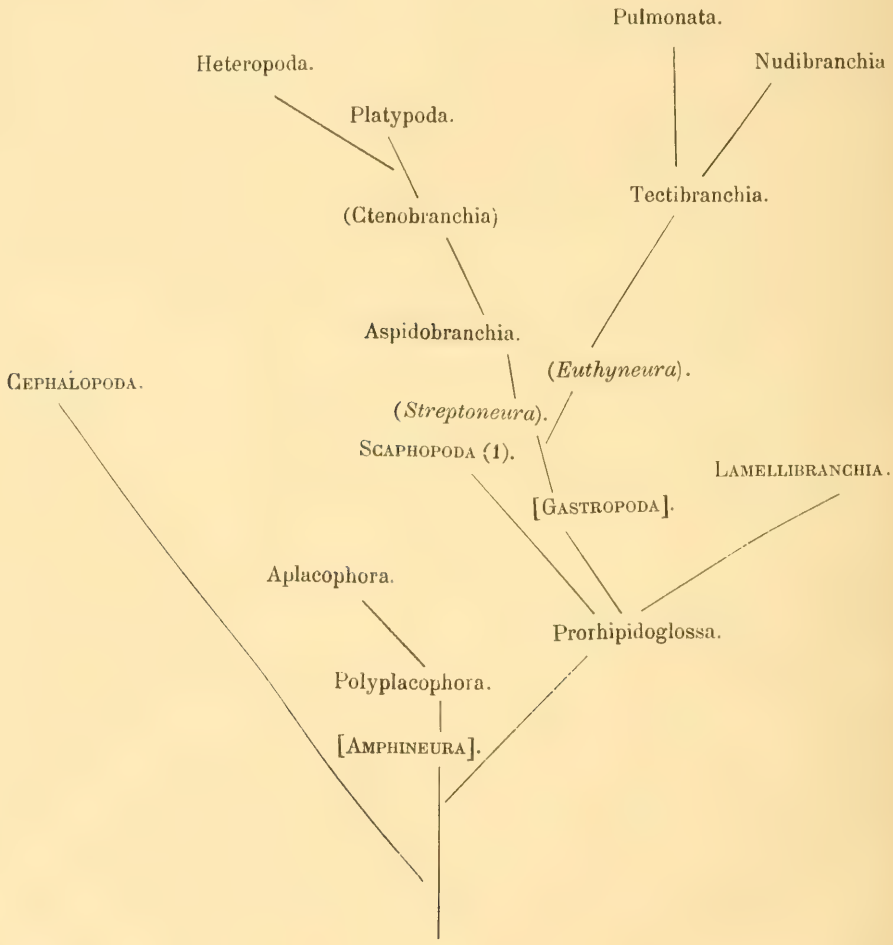
Amphineura		Polyplacophora.	
		Aplacophora.	
Gastropoda	Streptoneura	Aspidobranchia	Rhipidoglossa.
			Docoglossa.
		Ctenobranchia	Platypoda.
			Heteropoda.
	Euthyneura	Opisthobranchia	Tectibranchia.
			Nudibranchia.
		Pulmonata (1)	Stylommatophora.
			Basommatophora.
Scaphopoda		Solenoconcha.	
Lamellibranchia		Protobranchia.	
		Filibranchia.	
		Pseudolamellibranchia.	
		Eulamellibranchia.	
		Septibranchia.	
Cephalopoda		Dibranchia.	
		Tetrabranchia	

(1) Les deux anciennes subdivisions Stylommatophora et Basommatophora correspondent exactement aux groupes Nephropneusta et Branchiopneusta de von Jhering.

III. — PHYLOGÉNIE.

1. Relations des Mollusques entre eux.

Elles sont exprimées par le tableau suivant :



(1) Dans son travail déjà cité, paru pendant l'impression de ces lignes, Plate interprète de la même façon la position systématique de ce groupe.

La partie inférieure de ce tableau a déjà été publiée dans un travail (1), auquel je renvoie, notamment pour la phylogénie des Lamellibranches.

Pour ce qui concerne les Amphineures, j'ai exposé dans le présent recueil (2) que les Aplacophores sont plus spécialisés que les Polyplacophores ou Chitons. THIELE a combattu cette manière de voir (3), en s'appuyant surtout sur la conformation des organes génitaux. Il est bien certain qu'*à ce point de vue*, les Aplacophores ont conservé une disposition plus primitive que les Chitons *actuels*. Mais cela n'infirme pas l'opinion que les Aplacophores dérivent de formes auxquelles les Chitons sont plus semblables que les Aplacophores eux-mêmes et que, par l'ensemble de l'organisation, ces derniers sont les plus spécialisés des Amphineures. — Quant à l'hypothèse de THIELE que le pied ne serait pas rudimenté chez les Aplacophores, et serait formé par *toute la moitié* ventrale des téguments (4), elle n'est guère admissible ; la petite saillie du sillon ventral des Aplacophores est, en effet, seule déterminée comme pied par les caractères suivants, qu'elle a en commun avec le pied des autres Amphineures :

1° Absence de cuticule et de spicules ;

2° Présence d'un revêtement cilié ;

3° Présence de glandes pédieuses exclusivement dans la région de cette saillie (5) ;

4° Innervation par les cordons pédieux, qui n'envoient de nerfs nulle autre part (6).

Ce qu'on sait du développement des Aplacophores montre aussi qu'ils dérivent de formes ressemblant aux Chitons : la larve la plus

(1) PELSENEER. Contribution à l'étude des Lamellibranches, *loc. cit.*

(2) PELSENEER. Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophores, *Bull. Scient. Fr. et Belgique*, t. XXII, p. 491 et suiv.

(3) THIELE. Das Integument der Chitonen, *Biol. Centralbl.*, Bd. XI, p. 726.

(4) THIELE. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken, *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXV, p. 510.

(5) HUBRECHT. Proneomenia Sluiteri, *loc. cit.*, pl. II, fig. 24, F, *f g* ; pl. III, fig. 32. — PRUVOT. Sur l'organisation de quelques Neoméniens des côtes de France, *Arch. d. Zool. Expér.*, sér. 2, t. IX.

(6) PRUVOT, *loc. cit.*, p. 757.

âgée observée par PRUVOT (1) porte, en effet, plusieurs plaques dorsales.

2. Affinités des Mollusques.

Sur la question des affinités et des origines des Mollusques, deux tendances différentes se sont fait jour :

1° C'est dans les Vers plats (Turbellariés) que se trouve l'origine d'une partie (Ichnopodes, VON JHERING, voir p. 356 ci-dessus) ou de l'ensemble (THIELE) des Mollusques ;

2° Les affinités des Mollusques sont avec le groupe d'animaux formé par les Rotifères, Annélides, Bryozoaires, Brachiopodes, etc. Cette idée a surtout été introduite dans la science par GIARD (1876), et partagée depuis par HATSCHEK, SALENSKY, BALFOUR, FOL, ROULE, et bien d'autres, d'une façon plus ou moins semblable ; et le groupe formé par ces animaux et les Mollusques a été appelé Gymnotoca, Nephridiées, Trochozoaires, etc.

La première opinion, principalement appuyée sur l'apparente analogie de la ventouse des Polyclades avec le pied des Mollusques (2), me paraît absolument insoutenable, à cause des profondes différences d'organisation des deux groupes : dans le premier, en effet :

A. Le tube digestif est sans anus ;

B. Les organes génitaux sont hermaphrodites, très compliqués et excessivement différents de ceux des Mollusques les plus archaïques ;

C. Le système nerveux est formé d'une seule paire ganglionnaire supra-œsophagienne, etc.

La seconde interprétation est bien plus conforme à la réalité ; mais,

(1) PRUVOT. Sur le développement d'un Solénogastre, *Comptes rendus*, t. CXI, p. 991, fig. 3.

(2) THIELE. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken, *loc. cit.*, p. 507.

pour le cas spécial des Mollusques, elle n'a été présentée que d'une façon vague : les Rotifères ont le plus souvent été désignés comme la souche de ces animaux ; dans certains cas, cependant, il a été fait allusion aux affinités des Annélides et des Mollusques (Giard, Huxley, Perrier et surtout Salensky) (1).

Je ne puis ici, que préciser *un peu* cette dernière vue, par des indications encore générales, mais suffisantes, je crois, pour montrer dans quelle direction il convient de chercher ces affinités. — Si l'on compare les Chétopodes et les Mollusques, on constate que :

A. — La larve (céphalotroque) de beaucoup de Polychètes errants est identique à celle des Mollusques ; le vélum des seconds correspondant au cercle cilié des premières ; chacun d'eux limite une « plaque apicale » homologue de part et d'autre.

B. — Le système nerveux est construit sur un plan identique : les ganglions pédieux des Mollusques correspondent (avec les pleuraux qui en proviennent) aux centres de la chaîne ganglionnaire ventrale des Chétopodes (2) ; le système nerveux stomato-gastrique

(1) Salensky. Études sur le développement du Vermet, *Arch. d. Biol.*, t. VI, p. 744 à 746, 751, 754.

(2) Et non pas aux ganglions labiaux des Serpules (Perrier. Les Colonies animales, p. 636).

Pour bien comparer les centres nerveux des Mollusques et des Annélides, il faut considérer le système nerveux des premiers autrement que dans les Traités ; on doit y distinguer :

1° Une paire de centres supra-œsophagiens, innervant essentiellement les organes des sens spéciaux : ganglions cérébraux :

2° Une paire de centres infra-œsophagiens, innervant les téguments : ganglions pédieux (dont les ganglions pleuraux ne sont qu'une partie différenciée par suite de la spécialisation des téguments dorsaux en « manteau ») ;

3° Deux colliers nerveux naissant des ganglions cérébraux, entourant le tube digestif, présentant des anastomoses entre eux et innervant les viscères : le collier antérieur est la commissure buccale ou stomatogastrique, le postérieur, la commissure viscérale proprement dite.

On remarquera ensuite que les deux premières paires de centres (1° et 2°) innervent essentiellement des organes d'origine ectodermique et que les deux colliers (3°) innervent surtout des organes d'origine entodermique et mésodermique. Il suit de là que, même au point de vue du développement, on ne peut considérer la chaîne ganglionnaire ventrale des Annélides comme homologue aux ganglions pédieux + *les ganglions viscéraux* des Mollusques (Sarasin, *Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, Bd. VI, p. 56), mais exclusivement à leurs centres pédieux. Je considère avec Salensky (*loc. cit.*, p. 747), que la commissure viscérale des Mollusques correspond à une partie du système sympathique des Annélides, qui a pris une plus grande importance, et qui chez *Chiton* est encore faiblement développée (« magennerven » de Haller).

est comparable de part et d'autre ; les ganglions supra-œsophagiens des Annélides innervent des yeux, des « fossettes olfactives » (homologues des rhinophores des Mollusques) et des otocystes qui sont pairs quand ils existent (alors que l'otocyste des Turbellariés est impair).

C. — A ma connaissance, les Chétopodes sont (avec *Peripatus*) les seuls animaux ayant les yeux céphaliques conformés comme ceux des Mollusques (l'œil de *Eunice*, par exemple, est pareil à celui de *Trochus*).

D. — Il existe, dans la partie antérieure du tube digestif de certains Chétopodes, des corpuscules gustatifs cyathiformes (Spengel), analogues à ceux observés chez les Mollusques les plus archaïques.

E. — Les spicules naissent chez les Annélides (Vejdovsky, Spengel, Jourdan, etc.) de la même façon que chez les Amphineures.

F. — Divers Chétopodes présentent, comme la plupart des Mollusques, une armature pharyngienne composée de dents cornées, parfois assez semblables aux dents radulaires de certains de ces derniers.

G. — Divers Chétopodes (*Eunice*) possèdent des branchies dont la situation et les rapports sont ceux des branchies des Chitons.

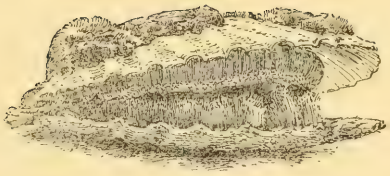
H. — Les néphridies (reins, organes segmentaires) sont identiques dans les deux groupes, par leurs rapports, disposition et fonctionnement.

I. — Pour ce qui concerne les organes génitaux, les sexes sont séparés chez les Polychètes, comme dans les plus archaïques des Mollusques (Céphalopodes, Chitons, Scaphopodes, Rhipidoglosses, Lamellibranches, Protobranchiés) ; les produits génitaux prennent naissance sur la paroi du cœlum, comme dans les Céphalopodes et les Aplacophores et sont expulsés par les néphridies, comme dans ces deux derniers groupes et chez les Scaphopodes et les plus archaïques des Rhipidoglosses et des Lamellibranches.

Je dois donc conclure que les affinités des Mollusques sont avec

les Polychètes errants, et que, dans la nature actuelle, les formes de la famille des Eunicidæ me paraissent les animaux qui, par l'ensemble de leur organisation, s'éloignent peut-être le moins des Mollusques. Je n'affirme pas par là que les ancêtres de ceux-ci étaient tout à fait pareils aux *Eunice* actuels ; mais il n'est pas certain, cependant, qu'ils n'aient pas été segmentés : il y a, en effet, des exemples où l'on voit la segmentation externe et interne s'atténuer et disparaître. Et il serait, en tout cas, parfaitement injustifié, d'affirmer *a priori* que la polybranchialité des Chitons (qui existe aussi chez les Nautiles) et la métamérie de leur coquille, soient des acquisitions secondaires.

Gand, 1er Février 1892.



CONTRIBUTIONS
A L'ÉTUDE DE LA MYOLOGIE COMPARÉE :

MEMBRE POSTÉRIEUR
CHEZ UN CERTAIN NOMBRE DE BATRACIENS ET DE SAURIENS

PAR

A. PERRIN.

Planches XVI - XXIII.

INTRODUCTION.

Si on ouvre un livre d'Anatomie comparée on est immédiatement frappé du peu de développement donné à la myologie comparée. On décrit le squelette avec la plus grande précision, on recherche avec un très grand soin les homologies des os, et on néglige complètement le muscle, l'organe actif du mouvement, sans lequel le squelette serait incapable de se déplacer.

Les nombreux travaux sur le squelette sont très légitimes, puisque outre l'intérêt direct qu'offre la connaissance des différents os, ils nous permettent de rattacher aux vertébrés vivants, le nombre immense des vertébrés apparus et disparus pendant les périodes géologiques.

Mais l'étude des muscles ne présente-t-elle pas le même intérêt, puisque leur connaissance exacte est indispensable à celle du squelette? Comme l'a fait remarquer si judicieusement SABATIER dans son grand travail sur la comparaison des ceintures scapulaires et pelviennes (**29**) (*), on ne peut connaître l'os qu'en connaissant parfaitement le muscle. « Il faut considérer, dit-il, que les os sont faits pour les muscles, plus encore que les muscles pour les os. » L'os d'apparence si rigide est absolument malléable sous l'action du muscle dont il est une simple dépendance. « Cette proposition, dit SABATIER, trouve du reste un élément de démonstration dans la date relative d'apparition du système musculaire et du système osseux. » « Les muscles apparaissent de très bonne heure et sont d'abord en rapport avec un tissu conjonctif embryonnaire, qui acquiert plus tard la consistance cartilagineuse, et plus tard encore la consistance osseuse à mesure que le système musculaire dont il doit rendre l'action utile acquiert plus d'énergie et d'activité. On sait, du reste, aussi que dans l'apparition successive des types de la série phylogénique le système musculaire a largement précédé les parties solides, qui doivent leur servir de leviers. » « Il serait donc rationnel d'établir les homologies osseuses sur l'étude des parties musculaires. »

Si je cite longuement SABATIER, c'est que je ne puis comprendre comment on a si longtemps cherché, par la comparaison des seuls os, les rapports de structure, qui pouvaient exister entre le membre des vertébrés supérieurs et la nageoire des poissons. On s'est demandé quelle était la série d'os correspondants à ceux du métapterygium, comment étaient disposés les rayons secondaires par rapport à ce rayon principal, sans rechercher si on ne pouvait pas retrouver les rayons musculaires qui avaient précédé et qui étaient la raison d'être des rayons osseux. Les muscles qui pouvaient donner les meilleurs renseignements à cet égard étaient évidemment les extenseurs des doigts des Urodèles, qui relient aux os du tarse les métatarsiens et les phalanges ; or, aucun auteur n'a pris le soin de rechercher les insertions tarsiennes de chacun d'eux. Aussi, comme je le démontrerai, est-on arrivé à des conclusions en contradiction absolue avec les faits.

Par cela même que le muscle apparaît tout au début de la période

(*) Les chiffres en caractères gras renvoient à l'index bibliographique, page 540.

embryonnaire et subit toutes les transformations nécessitées par l'évolution de l'être, on aurait grand tort de négliger les renseignements que peut nous fournir la myologie pour la classification des vertébrés.

Dans son Anatomie comparée, WIEDERSHEIM constate d'abord que, dans le domaine de la myologie comparée, c'est surtout dans l'étude des muscles des membres qu'on peut faire quelque chose d'utile en tenant compte des rapports des os, des muscles et des nerfs ; mais il ajoute que malheureusement les travaux sur la musculature des extrémités ne sont pas encore suffisants, et qu'il est obligé, au lieu de donner un vaste tableau d'ensemble, de se borner à esquisser une simple ébauche.

Ce fut la lecture de cette phrase qui me fit choisir comme sujet d'études les muscles des extrémités postérieures. Résolu à laisser de côté, pour le moment, au moins, les poissons dont les membres postérieurs sont trop différents de ceux des autres vertébrés, pour aller avec méthode je dirigeai mes premières recherches vers les batraciens pour passer de là aux reptiles qui sont le lien entre les oiseaux et les mammifères.

J'ai rapidement constaté que je serais forcé de me borner aux batraciens (urodèles et anoures) et aux sauriens à extrémités bien développées, négligeant les Chamœléons et l'*Hatteria* à cause des nombreuses particularités qu'ils présentent. Les descriptions des muscles du membre postérieur dans ces trois ordres de vertébrés étaient, en effet, trop peu nombreuses, généralement trop succinctes ou manquant de figures, souvent très inexactes et trop variables suivant les auteurs. Pour le pied, en particulier, mes dissections me donnaient des résultats si différents de ceux de mes prédécesseurs, qu'il me fallut de toute nécessité me créer pour moi-même un type *urodèle,* un type *anoure* et un type *saurien* de façon à pouvoir les comparer entre eux.

La raison des nombreuses divergences signalées dans les descriptions des différents auteurs peut trouver une explication dans ce passage du travail de GADOW (30) ; je me permets de citer la phrase, car GADOW est celui qui a le mieux étudié les sauriens et qu'il juge des travaux dus la plupart du temps à ses compatriotes. « MIVART et SANDERS sont les seuls, dit-il, qui, sauf FURBRINGER, ne reculent pas devant la pénible recherche des courts tendons musculaires. » Or,

comme dans le pied des Batraciens et des Sauriens on a généralement à faire à de courts tendons. les divergences constatées s'expliquent d'elles-mêmes.

A propos des reptiles, je citerai encore HOFFMANN qui s'est livré à de nombreux travaux de myologie. Dans le *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-reichs* (27), au début du chapitre relatif aux sauriens, il dit : « Dans ce sens, il reste encore beaucoup à faire et on peut même dire que le champ reste encore à peu près tout entier inexploré ; car, à vrai dire, il n'y a que deux travaux à citer : celui de FURBRINGER et celui de GADOW ». L'étude des muscles du pied des sauriens en particulier, où je cite constamment ces deux auteurs, permettra de juger que, dans ce domaine, tout était à peu près encore à faire.

Après avoir établi, avec un grand talent, que c'est l'homologie des muscles qui entraîne celle des os et qu'il est indispensable d'étudier d'abord les vertébrés inférieurs où les organes sont les plus simples et les moins différenciés, SABATIER lui-même suit une marche absolument opposée pour comparer les ceintures antérieures et postérieures, et cela tient évidemment aux trop nombreuses différences signalées chez les différents types de batraciens ou de sauriens. Aussi, il établit les homologies des os par l'étude directe de ces organes et les muscles lui servent seulement à vérifier l'exactitude de ses conclusions ; de plus, il ne se sert guère que des muscles des Vertébrés supérieurs, à peine cite-t-il parfois les crocodiles ou les tortues.

Les renseignements que l'on peut trouver sur les muscles du membre postérieur sont répartis dans quatre sortes d'ouvrages : les anatomies comparées, les monographies relatives à tel ou tel animal, les travaux de myologie comparée s'étendant à plusieurs classes de Vertébrés et enfin les essais de classification basée sur la myologie.

Les anatomies comparées ne peuvent fournir que très peu de documents. Le chapitre relatif aux muscles du pied manque en général et, quand il existe, il n'y a que des descriptions très incomplètes, très rarement accompagnées de figures ; il me suffira de citer CUVIER (7), STANNIUS (12), OWEN (13), HUXLEY (20), WIEDERSHEIM (33). MECKEL (5) donne des descriptions plus complètes, mais portant en général sur un type unique et qui, faute de figures et de noms propres à chaque muscle, sont à peu près inintelligibles, à moins

d'avoir soi-même disséqué et dessiné avec le plus grand soin l'animal décrit.

Dans ce genre d'ouvrages, le seul que l'on puisse consulter avec fruit, est le *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-reichs* (27, 31) où Hoffmann donne successivement la myologie des urodèles, des anoures et des sauriens. Sauf pour les anoures, il ne semble pas d'ailleurs que le livre soit fait d'après des travaux originaux de l'auteur, c'est une étude résumée des ouvrages de tous ses devanciers, donnant ainsi pour chaque groupe ce que l'on peut considérer comme le type classique de chacun d'eux. Hoffmann cite particulièrement Humphry pour les urodèles, Ecker pour les anoures et Furbringer pour les sauriens. Malheureusement, sauf quelques figures de la cuisse des urodèles et des anoures et du pied de ces derniers, le texte n'est accompagné d'aucunes planches.

Dans les monographies, celles des urodèles sont relativement récentes mais peu nombreuses. On peut citer : Duges (6) qui donne les muscles du bassin et de la cuisse de la *Salamandra*, mais sans autre description que le nom des muscles ;

Mivart (16), qui décrit les muscles du *Menopoma* et du *Menobranchus lateralis*, mais qui n'a pas disséqué le pied ;

Humphry (21) où l'on trouve une étude complète des membres postérieurs du *Cryptobranchus japonicus* ;

De Man (24) dont l'excellent travail sur les muscles de la cuisse et de la jambe est accompagné des figures du *Triton*.

Si nous passons aux anoures, nous voyons que les types étudiés sont encore moins nombreux.

En laissant de côté les travaux incomplets de Zenker (3), Van Altena (4), Mivart (26), Kloetzke (2), Klein (9), etc., on ne peut guère citer que les anatomistes suivants :

Duges (6) qui, comme pour les urodèles, donne des figures avec une simple légende explicative pour la *Rana* et des figures sans légende pour le *Bufo*. Ecker (32) dont la description des muscles de la *Rana* présente peu d'erreurs. On en trouve pourtant une assez étrange et qui est reproduite par Hoffmann ; il décrit des fléchisseurs aux phalangettes des différents doigts, mais n'indique aucun extenseur pour ces mêmes segments.

Je citerai encore une monographie très incomplète de *Bufo*

cinereus par Collan (8) de 1847 et une autre encore plus ancienne (1807) mais tout aussi incomplète sur le *Pipa* par Mayer (1).

Les monographies des sauriens, appartenant à la même catégorie que ceux que j'ai étudiés, sont plus nombreuses.

Gorski (11) a disséqué les muscles de la cuisse et du pied des *Podinema Tejuixin* (*Tejus monitor*).

Furbringer (18) parmi les sauriens à extrémités bien développées donne le *Gongylus ocellatus*, l'*Euprepes septemtœniatus* et l'*Euprepes carinatus*. Il y a des figures assez rudimentaires pour le pied.

Sanders (25) a étudié le *Platydactylus* et le *Phrynosoma coronatum* : les muscles du pied sont faits d'une façon très sommaire et sans figures.

Humphry (23) a fait porter ses recherches sur le *Pseudopus Pallasii*.

Mais le travail de beaucoup plus important et le plus considérable, surtout au point de vue des muscles du pied, est celui de Gadow (30). Il a disséqué les sauriens suivants : *Monitor drazaena, Hydrosaurus giganteus, Hydrosaurus salvator, Iguana tuberculata, Lacerta viridis, L. muralis, L. cœrulea, L. stirpium, Cnemidophorus, Cyclodus gigas, Ophryoessa superciliosa, Polychrus marmoratus, Phrynosoma cornutum, Platydactylus,* en tout vingt-sept exemplaires appartenant à quatorze espèces différentes. Je doute, pourtant, qu'il ait étudié le pied chez tous ces animaux, et, s'il ne s'est pas borné à celui d'*Hydrosaurus*, il a dû le disséquer chez un très petit nombre d'espèces.

Quant aux travaux de myologie comparée, j'ai peu de choses à en dire, les différents auteurs ayant rarement comparé les reptiles aux anoures et aux urodèles. J'en excepte Gadow qui a établi les homologies des muscles de la jambe et de la cuisse entre les urodèles et les sauriens. De Man a comparé les mêmes muscles chez les urodèles et les oiseaux, et Dugès donne quelques homologies entre les mêmes muscles chez les urodèles et les anoures. Les autres auteurs ont essayé d'homologuer directement avec ceux de l'homme les muscles du batracien ou du reptile qu'ils étudiaient ; c'était vouloir se mettre en face de difficultés insurmontables. Généralement, comme Humphry, ils ont comparé les muscles des vertèbres supérieurs entre eux et ils signalent exceptionnellement la présence d'un muscle homologue chez les batraciens ou les sauriens.

Je ne connais pas d'auteur ayant essayé d'établir l'homologie des différents muscles du pied entre les urodèles et les anoures ou entre ceux-ci et les sauriens. La comparaison directe des muscles des vertébrés inférieurs avec ceux de l'homme amène quelquefois des résultats assez inattendus. Ainsi MIVART (26) constate que la supériorité de la main de l'homme tient à la présence d'un *opponens pollicis* ; aussi est-il très étonné de voir que tandis que l'homme et les singes n'ont qu'un *opponens pollicis* et un *opponens minimi digiti*, la grenouille en a un pour chaque doigt. S'il n'en conclut pas que la patte de la grenouille est supérieure à la main, il avoue, du moins, que cette extrémité doit avoir chez le batracien des fonctions très délicates à remplir, pour légitimer une aussi riche musculature. Je ne sais si, au point de vue anatomique, les muscles qu'il désigne ainsi chez la *Rana* sont homologues de l'*opponens pollicis* de l'homme, mais ils ne le sont pas au point de vue physiologique, ce sont de simples déducteurs qui, en combinant leur action à celle des adducteurs, écartent les doigts pour élargir la rame natatoire de l'animal.

L'utilisation des muscles pour la classification a été tentée par ALIX (34) et par SCHNEIDER (28). Ce dernier auteur est arrivé à des groupements fort curieux en basant sa classification sur la disposition de certains muscles, sans tenir compte des autres caractères anatomiques. C'est ainsi que les anoures, les tortues, les oiseaux et les mammifères forment le groupe des *Theria*, tandis que les *Reptilia* comprennent les ophidiens, les cécilies, les urodèles, les sauriens et quelques autres. L'essai de classification d'ALIX porte en partie sur les muscles du tronc et en partie sur ceux des doigts ; en particulier l'absence de longs extenseurs réunirait les sauriens et les batraciens.

A propos de chaque ordre, je signalerai les espèces que j'ai étudiées. Elles sont malheureusement trop peu nombreuses ; cela tient surtout à la difficulté de se procurer ces sortes d'animaux et aussi au temps considérable nécessaire pour disséquer les muscles au nombre presque de cent pour chaque membre postérieur. Comme ces muscles présentent de nombreuses anastomoses, qu'ils ont des tendons souvent très fins et plus ou moins confondus avec d'autres parties aponévrotiques, il est indispensable d'avoir pour chaque ordre un type dont on ait disséqué un grand nombre d'échantillons,

pour être sûr des points d'insertion et n'avoir plus qu'à constater les différences que présentent les autres animaux du même ordre avec le type choisi. C'est ainsi que pour le *Bufo pantherinus* que j'avais choisi à cause de sa taille pour les anoures, j'ai disséqué plus de dix exemplaires, ce qui représente vingt pattes et près de deux mille muscles. Pour vérifier que les nombreuses différences qu'Hoffmann signale entre le *Bufo* et la *Rana* n'existaient pas, j'ai disséqué dans le même cristallisoire, muscle à muscle, les deux pattes de façon à bien juger des modifications qu'elles pouvaient présenter. Le travail a été le même pour les urodèles et les sauriens.

Pour éviter le reproche que Gadow adresse aux différents anatomistes, j'ai noté sur les os les insertions de tous les muscles.

J'apporte de simples contributions à l'étude de la myologie comparée, mais si je n'ai pas construit l'édifice, j'ai taillé avec conscience un certain nombre de pierres qu'un autre plus savant et plus heureux que moi pourra utiliser pour achever l'œuvre commencée.

C'est le Conseil municipal de Paris qui, en me donnant une bourse de voyage, m'a permis d'aller en Algérie, où tout en étudiant les animaux marins de la baie d'Alger, j'ai pu disséquer et recueillir un certain nombre d'animaux qui m'ont été très utiles dans la suite, tels que *Discoglossus pictus, Bufo pantherinus, Varanus arenarius, Uromastix spinipes, Gongylus ocellatus*. Je suis heureux de le remercier ainsi que M. Viguier, directeur de la station zoologique maritime d'Alger, pour les services qu'il m'a rendus à cet égard. M. L. Vaillant m'a rendu un service analogne en me donnant le *Siredon pisciformis* et l'*Amblystoma mexicanum*. Je dois témoigner aussi toute ma gratitude à M. Bouvier qui, avec une bienveillance parfaite et une bonté sans égale, a toujours été prêt à me rendre tous les services possibles. Qu'il me soit permis enfin d'offrir mon humble témoignage de reconnaissance à M. E. Perrier, dans le laboratoire duquel j'ai fait mes premières recherches et qui, dans la suite, ne m'a jamais ménagé ni ses conseils, ni ses exhortations.

J'ai, autant que possible, donné le même nom aux muscles homologues et toujours le même numéro, ce qui permet de comparer plus facilement les figures. Le nom est basé sur la fonction ; voici la façon dont je l'ai établi.

Supposons le membre perpendiculaire à l'axe du corps ; j'appelle

Extenseur, le muscle qui tend à éloigner verticalement un des segments du sol, *Fléchisseur* tout muscle qui a une fonction inverse. L'*Adducteur* est le muscle qui rapproche le membre de la partie antérieure du corps, *Déducteur* tout muscle qui l'en éloigne. Je désigne, sous le nom de *Rotateur direct*, un muscle qui tend à faire tourner un segment de façon que sa face interne devienne externe après avoir été inférieure ; autrement dit si je considère le membre droit, le seul que j'aie décrit et dessiné, un pareil muscle fera tourner le segment mobile autour de l'axe du membre dans le sens des aiguilles d'une montre pour un observateur placé dans l'axe de rotation. Le *Rotateur inverse* produira le mouvement contraire.

Pour chaque ordre, je commence par les fléchisseurs du pied et je termine par les muscles du bassin, parce que cet ordre est le plus commode pour la dissection.

*
* *

BATRACIENS URODÈLES.

Mes études ont porté sur les urodèles suivants :

Salamandra maculosa Laur., 6 exemplaires.
Triton vulgar s Otth., 1 exemplaire.
Siredon pisciformis Shaw., 1 exemplaire.
Amblystoma mexicanum Tsch., 1 exemplaire.

J'ai établi la synonymie des muscles et j'ai discuté toutes les descriptions de Duges, Humphry et Hoffmann. Duges est le seul Français qui se soit occupé de la musculature du membre inférieur des urodèles. Humphry a étudié le *Cryptobrauchus japonicus* qui est un urodèle dérotrème faisant passage aux Salamandrines : c'est d'ailleurs le seul auteur qui donne des figures des muscles du pied. J'ai suivi aussi avec le plus grand soin le travail d'Hoffmann qui, analysant et résumant les ouvrages de ses prédécesseurs, donne la musculature type de l'ordre ; malheureusement l'absence de figures

du pied chez cet auteur rend souvent les interprétations fort difficiles, surtout si la description qu'il donne est inexacte.

N'ayant à ma disposition ni *Menopoma*, ni *Menobranchus*, je n'ai pas cité chaque fois les travaux de Mivart, ne pouvant vérifier l'exactitude des descriptions qu'il donne.

SQUELETTE.

Chez la *Salamandra maculosa*, le *Siredon pisciformis* et le *Triton vulgaris*, le squelette du bassin et des membres postérieurs ne présente d'autres différences qu'un nombre variable de segments dans les os des doigts.

Bassin. — Il est formé par la réunion de l'ilion, du pubis et de l'ischion, qui concourent tous trois à la formation de la cavité cotyloïde.

Ilion (*il*) (Pl. xvii, fig. 9 et 12). — Cet os, dirigé de haut en bas et d'arrière en avant, s'insère obliquement sur le plan formé par les deux autres. L'extrémité supérieure se continue par un épi ilion cartilagineux qui s'articule avec le sacrum. L'extrémité inférieure est creusée, du côté interne, d'un profond sillon séparant deux masses dont l'une s'unit au pubis, l'autre à l'ischion. La section de l'os est triangulaire et on distingue une face supérieure, une face interne et une face externe.

Pubis (*P*) (Pl. xvii, fig. 9 et 12). — Il est en grande partie cartilagineux, pourtant chez la salamandre, il présente en son milieu, un point d'ossification assez étendu. On peut distinguer deux branches : la *branche transversale*, perpendiculaire à l'axe du corps, qui forme, sur la ligne médiane avec sa congénère, une symphyse pubienne et la branche articulaire qui va rejoindre l'ilion. L'angle antéro-externe qu'elles forment est l'*épine pubienne* (*ep p*). Au-dessous l'os est perforé par un *trou vasculo-nerveux* (*t.v.n.*). Le pubis présente une face supérieure ou dorsale et une face inférieure ou ventrale.

Ischion (*is*) (Pl. XVII, fig. 9 et 12). — C'est un os large, plat, bien développé, presque rectangulaire. Son bord interne limité par un épi-ischion cartilagineux, s'unit à son congénère pour former une symphyse sciatique. L'angle postéro-externe forme l'*épine sciatique* (*ép. s.*). Cet os présente une face supérieure ou dorsale et une face inférieure ou ventrale.

Dans le prolongement des symphyses et à la partie antérieure se trouve un cartilage en forme d'Y (*c. y.*, fig. 12) : cartilage ypsiloïde (sternum abdominal de SABATIER).

Membre postérieur. — Pour simplifier les descriptions, j'appellerai *tête* l'épiphyse antérieure et *base* l'épiphyse postérieure des différents segments. On emploie, en général, une désignation inverse pour les os du pied, mais j'ai tenu à employer les mêmes termes pour tous les os du membre postérieur et les noms de tête du fémur, tête du tibia sont trop usités pour qu'on puisse les remplacer par base du fémur ou base du tibia.

Fémur (*Fe*, Pl. XVII, fig. 9 et 12). — Il est difficile d'établir une séparation nette entre les épiphyses et la diaphyse. C'est la tête de l'os qui pénètre tout entière dans la cavité cotyloïde ; elle est séparée du reste de l'os par une portion étroite ou col. La région trochantérienne, qui vient ensuite, présente un trochanter interne bien développé et un trochanter externe très peu visible. Ces trochanters se continuent par une crête fémorale. Cette région antérieure de l'os a une section triangulaire et présente ainsi trois faces, qui sont inférieure, interne et externe. La crête fémorale est le développement du trochanter interne.

L'os, qui a ensuite une section circulaire et étroite, grossit graduellement jusqu'à son extrémité postérieure où sa section est rectangulaire, on a donc à la base quatre faces qui sont : supérieure, interne, inférieure et externe. La face inférieure présente deux condyles.

Tibia (*T.*, Pl. XVI, fig. 1 et 6, Pl. XVII, fig. 9 et 12). — La diaphyse plus ou moins cylindrique se termine à ses deux extrémités par des épiphyses à sections rectangulaires ; mais tandis que pour la tête le

grand côté du rectangle correspond aux faces supérieure et inférieure, pour la base il correspond aux faces interne et externe. A partir du milieu de l'os l'angle antéro-interne se continue par une *crête tibiale* (*c. T.*) qui, dans sa partie antérieure, est complètement détachée de l'os.

Fibula (*F*, Pl. XVI, fig. 1 et 6, Pl. XVII, fig. 9 et 12). — Il a même forme que le tibia avec cette différence que la tête a plutôt une section triangulaire et que, pour la base, le grand côté du rectangle est situé suivant les faces supérieure et inférieure. Il ne présente aucune crête analogue à la crête tibiale.

Tarse (Pl. XX, fig. 35). — Il présente une première rangée d'os formée par le fibulaire (*f*), l'intermédiaire (*i*) et le tibial (*t*), au milieu est le central (*c*) et au-dessous les cinq tarsaliens formant une deuxième rangée. Chez le triton, les quatrième et cinquième tarsaliens sont soudés en un seul os.

Métatarse (Pl. XX, fig. 35). — Il est formé par cinq métatarsiens portant les mêmes numéros d'ordre que les doigts, qui leur font suite.

Doigts. — Il y a cinq doigts formés chacun d'un certain nombre de segments. L'étude des muscles montre que les derniers segments sont tous homologues, je les appellerai *phalangettes*; pour les distinguer et pour rendre les descriptions plus simples, je les appellerai première, deuxième, etc., cinquième phalangettes suivant qu'elles appartiendront au premier, deuxième, etc... cinquième doigts. C'est d'ailleurs le procédé de nomenclature employé depuis longtemps pour les métatarsiens. Chez la *Salamandra* le premier doigt n'a que la phalangette.

Tous les segments qui s'articulent aux métatarsiens sont homologues, ce sont les *phalanges*, que je désignerai comme précédemment par les numéros des doigts correspondants. On aura ainsi des première, deuxième, etc.. , cinquième phalanges.

Lorsque le doigt a trois segments, ce sont les avant-derniers qui sont homologues, je les appellerai *phalangines* et je les désignerai comme les autres segments par les cinq premiers numéros.

Chez le *Siredon* et l'*Amblystoma* seuls, le quatrième doigt présente quatre segments ; l'étude des muscles m'a montré qu'il était venu s'ajouter entre la phalange et la phalangine, je l'appellerai *phalanginette*.

Hoffmann désigne autrement les segments des doigts. Le segment articulé avec le métatarsien est la première phalange, celui qui lui fait suite est la deuxième phalange, puis la troisième, etc. Cette désignation complique beaucoup les noms des muscles ; ex : *Tarsali fibulari phalanx prima digiti longus IV* (Hoffmann) ; de plus, elle donne le même nom de deuxième phalange, par exemple, au deuxième segment des différents doigts qui ne sont absolument pas des os homologues.

	1er DOIGT.	2e DOIGT.	3e DOIGT.	4e DOIGT.	5e DOIGT.
Phalange	1 (*Triton, Siredon*).	1	1	1	1
Phalanginette	0	0	0	1 (*Siredon*).	0
Phalangine.....	0	0	1	1	0
Phalangette.....	1	1	1	1	1

MUSCLES.

9. *a* (*) Fléchisseur externe des doigts. (Pl. xvi, fig. 1 et 2. — Pl. xvii, fig. 10 et 13).

Peroneo sous-digital (66). Duges.
Superficial stratum of plantar muscles of leg and foot. s. flexor sublimis digitorum. Humphry.
Femoro fibulæ digiti I-V (69). Hoffmann.

Ce muscle qui est superficiel présente une large ligne d'insertion, qui part du condyle externe du fémur et s'étend sous forme de bande étroite le long du bord externe de la face inférieure du fibula. On trouve également une petite surface d'insertion à la face inférieure

(*) Les chiffres arabes placés devant le nom de chacun des muscles indiquent le numéro sous lequel ce muscle est désigné dans les planches (voir pour la liste complète de ces muscles, avec leurs numéros correspondants, à l'explication des planches, page 544).

du fibulaire et du cinquième tarsalien. Les fibres se dirigent obliquement du côté interne où elles s'unissent peu à peu à l'aponévrose plantaire. Ce muscle paraît plus particulièrement destiné aux quatrième et cinquième doigts.

Chez le *Siredon* et l'*Amblystoma* il ne représente pas d'insertions sur le fibulaire et le cinquième tarsalien.

Sa contraction amène celle des segments reliés par des tendons ou des muscles à l'aponévrose plantaire.

9. *b*. Fléchisseur interne des doigts. (Pl. XVI, fig. 1 et 3).

Peroneo sous-digital (66). DUGES.
Deeper part s. Pronator pedis. HUMPHRY.
Femoro fibulæ metatarsi I, II, III (70). HOFFMANN.

Ce muscle a son bord externe caché par le précédent, il en est séparé par le fléchisseur commun profond des phalanges (41), qui sera décrit plus loin. Il est étalé à la face postérieure de la jambe et du tarse ; aucune de ses fibres ne naît du fémur, une partie sort du fibula au bord interne de l'insertion du muscle précédent, les autres s'insèrent au fibulaire et sur les cinquième, quatrième, troisième et second tarsaliens.

L'origine sur les deuxième et cinquième tarsaliens est peu considérable. Ses fibres se dirigent obliquement du côté interne et s'unissent à l'aponévrose plantaire.

Ce muscle semble plus particulièrement destiné aux trois premiers doigts ; sa contraction fléchit les segments auxquels aboutissent les tendons ou les muscles qui partent de son bord postérieur.

Tendons et muscles naissant soit de l'aponévrose plantaire soit du bord postérieur des muscles précédents.

11. 12. 13. 14. 15. Tendons fléchisseurs des phalangettes. (Pl. XVI, fig. 1, 2, 3).

L'aponévrose plantaire donne naissance à cinq tendons plats.

Chacun d'eux suit la face inférieure du doigt correspondant, et se termine au bord antérieur de sa phalangette. Une lame aponévro-

tique formant gaîne empêche que le tendon ne s'écarte des os du doigt.

17. Fléchisseur de la troisième phalangine. (Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3).

C'est un petit muscle triangulaire, qui sort du bord postérieur des fléchisseurs des doigts (9*a* et 9*b*) ; il est recouvert par le tendon fléchisseur de la troisième phalangette (13) ; à la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne ses fibres se transforment en un tendon, qui longe le troisième doigt et se fixe à la face inférieure de la tête de la troisième phalangine en s'unissant au fléchisseur primitif de la troisième phalangine (20) sous-jacent.

18. Fléchisseur de la quatrième phalangine. (Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3).

Muscle semblable au précédent mais relatif au quatrième doigt.

20. Fléchisseur primitif de la troisième phalangine. (Pl. XVI, fig. 1, 2, 3, 4 et 5).

(Un des) *Phalangei*. HUMPHRY.
Phalanx I–phalanx II digiti III (75). HOFFMANN.

C'est un petit muscle triangulaire très plat qui recouvre la face inférieure de la troisième phalange au tiers supérieur de laquelle il se fixe. Au niveau de la base de la phalange il se continue par un tendon, qui se transforme en un demi-cercle fibro-cartilagineux fixé au bord antérieur de la tête de la troisième phalangine.

C'est à ce demi-cercle qu'aboutit le fléchisseur de la troisième phalangine (17).

Fléchit la phalangine sur la phalange.

21. Fléchisseur primitif de la quatrième phalangine. (Pl. XVI, fig. 1, 2, 3, 4 et 5).

(Un des) *Phalangei*. HUMPHRY.
Phalanx I–phalanx II digiti IV (75). HOFFMANN.

Salamandra et *Triton :* muscle analogue au précédent mais relatif au quatrième doigt.

Siredon et *Amblystoma :* même description que pour la salamandra, seulement il naît de la quatrième phalanginette dont il recouvre la face inférieure.

23. Fléchisseur de la quatrième phalanginette.

Siredon et *Amblystoma :* c'est un muscle situé sous le Fléchisseur de la quatrième phalangine (18) qui l'a divisé en deux. Il est donc formé par deux petits muscles écartés l'un de l'autre sur la ligne médiane, naissant tous deux du bord postérieur des fléchisseurs des doigts (9*a* et 9*b*) et terminés chacun par un tendon inséré l'un au bord interne l'autre au bord externe du demi-cercle fibro-cartilagineux du muscle sous-jacent. Manque chez la *Salamandra* et le *Triton,* où la 4e phalanginette manque également.

24. Fléchisseur primitif de la quatrième phalanginette.

Siredon et *Amblystoma :* même description que pour le fléchisseur primitif de la quatrième phalangine (21).

Avec cette différence qu'il naît de la quatrième phalange.

Manque chez la *Salamandra* et le *Triton.*

30. Fléchisseur de la première phalange.

Siredon, Amblystoma et *Triton :* c'est un muscle plat, recouvrant la face inférieure du premier métatarsien, qui sort du bord postérieur des fléchisseurs des doigts (9*a* et 9*b*). Arrivé à l'articulation métatarso-phalangienne il unit son tendon à celui du fléchisseur profond de la première phalange (42), et se fixe ainsi au bord antérieur de la première phalange.

Il manque chez la *Salamandra* où la 1re phalange manque également.

31. Fléchisseur de la deuxième phalange. (Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3).

Petit muscle relatif au deuxième doigt et qui se comporte d'ailleurs absolument comme le muscle analogue du premier doigt. Il existe chez la *Salamandra*.

32. Fléchisseur de la troisième phalange. (Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3).

Muscle analogue au précédent, il en diffère sur un seul point, c'est qu'il est inférieurement divisé en deux moitiés, une externe et une interne, par le passage du fléchisseur de la troisième phalangine (17).

33. Fléchisseur de la quatrième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 2).

Même description que pour le muscle précédent.

34. Fléchisseur de la cinquième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 2).

Même description que pour le fléchisseur de la deuxième phalange.

36. Fléchisseur du premier métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3).

Muscle plat naissant du bord postérieur des Fléchisseurs des doigts (9*a* et 9*b*); il est recouvert par le Fléchisseur de la première phalange (30). Il s'insère au bord interne du premier métatarsien. Chez la *Salamandra* il se fixe de plus à la base de cet os.

37. Fléchisseur du deuxième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1 et 3).

Il est presque complètement caché par le Fléchisseur de la deuxième phalange (31) qui le recouvre, et dont il semble être simplement une lame détachée. Il sort du bord postérieur des Fléchisseurs des doigts (9*a* et 9*b*); il est divisé en deux lambeaux par le fléchisseur profond de la deuxième phalange (43). Ces deux moitiés se fixent à droite et à gauche de la base du deuxième métatarsien, sur

la face inférieure de cet os. La moitié externe est la moins développée à cause de l'insertion du deuxième intermétatarsien (68).

38. Fléchisseur du troisième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1 et 3).

39. Fléchisseur du quatrième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1 et 2).

40. Fléchisseur du cinquième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1 et 2).

Description analogue à celle qui a été donnée pour le muscle correspondant du deuxième métatarsien (37).

Tous les muscles qui précèdent, sauf les fléchisseurs primitifs des troisième, quatrième et cinquième phalangines (20, 21, 22), sont décrits par HUMPHRY et par HOFFMANN comme formant deux couches musculaires.

La première (*Femoro fibulæ digiti I-V* (69) d'HOFFMANN et *Flexor sublimis digitorum* d'HUMPHRY) naîtrait du fémur et du fibula et donnerait naissance à tous les tendons et à tous les muscles des différents segments des cinq doigts. Chaque doigt recevrait un faisceau se subdivisant en trois parties : deux latérales allant aux faces latérales des métatarsiens et des premières phalanges, et une au milieu allant aux phalanges terminales. Au troisième et au quatrième doigts, où il y a des phalangines, la partie médiane se subdiviserait en trois. Ils n'indiquent donc pas la musculature particulière du premier doigt, ni le fléchisseur de la quatrième phalanginette ; de plus ils font insérer sur les faces latérales des phalanges les fléchisseurs, qui en réalité rejoignent sur la ligne médiane le demi-cercle fibro-cartilagineux qui termine les fléchisseurs situés plus profondément.

Ils décrivent ensuite un second muscle : *Pronator pedis* d'HUMPHRY, *Femoro fibulæ metatarsi I, II, III* (79) d'HOFFMANN. D'après ces auteurs ce muscle qui semble correspondre en partie à mon fléchisseur interne des doigts (9*b*) naîtrait du fémur, du fibula, du fibulaire et du cinquième tarsalien, il se terminerait à la face

MUSÉUM ZOOLOGICAL

inférieure des premier, deuxième et troisième métatarsiens. Les insertions supérieures ne sont pas exactement celles de mon fléchisseur interne des doigts (9*b*) et je n'ai pu trouver à quoi correspondent les insertions inférieures.

L'ensemble de ces muscles a pour fonction la flexion des métatarsiens et des différents segments des doigts.

41. Fléchisseur commun profond des phalanges. (Pl. XVI, fig. 1, 3 et 4).

Long peroneo sous-tarsien (63). DUGES.
Flexor digitorum profundus. HUMPHRY.
Fibulæ metatarsi et digiti I-V (71). HOFFMANN.

Entre le fléchisseur externe des doigts (9*a*) et le fléchisseur interne des doigts (9*b*) on trouve un muscle formant un ruban aplati qui sort entre leurs insertions, du tiers supérieur du fibula ; arrivé à la deuxième rangée des os du tarse il donne naissance à une large bande aponévrotique transversale, qui se fixe d'une part entre les deuxième et troisième tarsaliens et d'autre part entre les quatrième et cinquième. On voit ainsi que le muscle est fixé à une de ses extrémités à la partie supérieure du fibula, à l'autre entre les quatrième et cinquième tarsaliens ; dans ces conditions il ne peut avoir d'autre but que de tenir verticale la jambe lorsque le pied repose horizontalement sur le sol.

Les cinq muscles, qui naissent de l'aponévrose, que je viens de décrire, forment de petits rubans minces et étroits qui vont s'unir inférieurement sur la ligne médiane aux fléchisseurs primitifs des phalanges correspondantes.

Voici les noms de ces muscles :

42. Fléchisseur profond de la première phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 4).

Comme il commence au niveau du bord externe du deuxième tarsalien, il a une direction très oblique. Il doit donc jouer aussi le rôle de déducteur. Chez la *Salamandra*, comme la première phalange manque, il se fixe à la base du premier métatarsien.

43. Fléchisseur profond de la deuxième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 4).

Il naît au bord externe du précédent et, comme lui, a une direction oblique.

44. Fléchisseur profond de la troisième phalange. (Pl. XVI, fig. 1, 3 et 4).

45. Fléchisseur profond de la quatrième phalange. (Pl. XVI, fig. 1, 3 et 4).

Ils suivent la ligne médiane des métatarsiens correspondants.

46. Fléchisseur profond de la cinquième phalange. (Pl. XVI, fig. 1, 3 et 4).

Il naît au niveau du bord externe du quatrième tarsalien, il est donc dirigé obliquement vers l'extérieur et peut jouer un peu le rôle d'adducteur pour le cinquième doigt.

Hoffmann fait naître ce muscle de toute la longueur du fibula et le fait diviser en cinq faisceaux, chacun d'eux se diviserait en trois ; la partie médiane, plus superficielle, se fixerait à la phalange et les deux latérales s'inséreraient aux faces latérales des métatarsiens. Le faisceau du premier doigt se diviserait seulement en deux parties, l'une se fixerait au milieu, l'autre au bord latéral de la phalange basilaire.

Humphry donne une description analogue, mais il n'indique comme insertion supérieure que le sommet du fibula, il note de plus les points d'insertion de l'aponévrose sur les os du tarse.

En réalité, je ne comprends guère la présence de ces fléchisseurs profonds des phalanges, alors que chaque phalange possède déjà deux autres fléchisseurs : de plus, bien que paraissant être des subdivisions du fléchisseur profond commun des phalanges (41), ils ne sont pas dans son prolongement et ont une insertion supérieure indépendante de lui. Il est assez probable, qu'on est en présence d'un muscle en voie d'évolution et de disparition, c'est ce que nous montrera l'étude des anoures et des reptiles.

48. Fléchisseur primitif de la première phalange.

49. Fléchisseur primitif de la deuxième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 5).

50. Fléchisseur primitif de la troisième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 5).

51. Fléchisseur primitif de la quatrième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 5).

52. Fléchisseur primitif de la cinquième phalange. (Pl. XVI, fig. 1 et 5).

Metatarso phalangei. HUMPHRY.
Metatarso phalangei (74). HOFFMANN.

Chacun de ces petits muscles constitue un ruban mince et plat, qui se fixe à la face inférieure de chacun des métatarsiens et à peu près en son milieu. Le muscle occupe la ligne médiane du métatarsien et arrivé à la base de cet os, il se transforme en un tendon qui se continue par un demi-cercle fibro-cartilagineux fixé au bord antérieur de la phalange correspondante. C'est à ce cartilage qu'aboutit pour chaque phalange le fléchisseur et le fléchisseur profond correspondants.

Le fléchisseur profond de la première phalange manque chez la salamandra. HUMPHRY et HOFFMANN n'indiquent pas cette absence.

53. Fléchisseur primitif du premier métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 4 et 5).

Petit muscle mince et plat caché par le fléchisseur du premier métatarsien (36). Son insertion peu étendue se trouve au bord inférieur du deuxième tarsalien à peu près sur la ligne médiane et à la face inférieure de cet os. Ses fibres se dirigent obliquement vers l'extérieur et se fixent au bord externe du premier métatarsien dans son premier tiers.

Il joue le rôle de déducteur du 1er doigt.

54. Fléchisseur primitif du deuxième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 4 et 5).

Ce muscle prend naissance au bord postérieur du deuxième tarsalien à la face inférieure du pied, il s'insère sur la face inférieure du deuxième métatarsien et à peu près au milieu de cet os, et se termine par deux courtes pointes, se fixant l'une au bord externe, l'autre au bord interne. Elles comprennent l'insertion du fléchisseur primitif de la deuxième phalange (49).

Fléchisseur s'il est considéré dans son ensemble, il peut être regardé comme formé de deux muscles : l'un serait adducteur et l'autre déducteur. Remarquons que ce dernier s'insérant en partie au troisième tarsalien aurait une action prépondérante. La moitié adductrice manquerait au premier doigt.

55. Fléchisseur primitif du troisième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 4 et 5).

56. Fléchisseur primitif du quatrième métatarsien. (P. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5).

Description et remarques analogues à celles du muscle 54.

57. Fléchisseur primitif du cinquième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5).

Description et remarques analogues à celles du muscle précédent, avec cette différence, que l'insertion supérieure a lieu sur le cinquième tarsalien seulement, et que la partie déductrice est assez développée.

Hoffmann décrit tous les fléchisseurs primitifs des cinq métatarsiens sous le nom de *Tarso-metatarsi I-V* (73) et Humphry sous celui de *Tarso-metatarsales*. Ils ne précisent pas l'insertion supérieure des différents muscles ; d'après eux chaque muscle se diviserait inférieurement en trois parties : deux latérales et une médiane, cette dernière manquant au premier doigt.

67. Premier intermétatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5)

Muscle de forme triangulaire à fibres dirigées obliquement de l'extérieur à l'intérieur et de haut en bas. L'insertion supérieure se trouve au bord interne de la moitié supérieure du deuxième métatarsien, et l'insertion inférieure au bord externe de la moitié inférieure du premier métatarsien.

Sert à rapprocher les deux premiers doigts.

68. Deuxième intermétatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5).

Muscle analogue étendu entre le troisième et le deuxième métatarsiens. Son insertion sur ce dernier os ne s'étend pas jusqu'à son extrémité basilaire à cause de l'insertion du fléchisseur du deuxième métatarsiens (37).

69. Troisième intermétatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5).

Même description que le précédent, il s'étend entre le quatrième et le troisième métatarsien.

70. Quatrième intermétatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4 et 5).

Description analogue à la précédente; il s'étend entre le cinquième et le quatrième métatarsiens.

HOFFMANN décrit tous les intermétatarsiens sous le nom d'*Interossei metatarsales* (83) et HUMPHRY sous celui d'*Interossei metacarpales*.

73. Rotateur direct du pied. (Pl. XVI, fig. 1 et 4).

Court peroneo sous-tarsien (64). DUGES.

Muscle triangulaire bien développé complètement recouvert par les Fléchisseurs externe et interne des doigts (9*a* et 9*b*).

Son insertion supérieure se trouve à la face inférieure du fibula mais seulement sur la moitié interne de cet os, elle suit ensuite la ligne de jonction de l'intermédiaire et du central avec le fibulaire, le quatrième et le cinquième tarsaliens, en s'étendant à droite et à gauche sur le bord de ces os. Ces fibres traversent la face inférieure

du pied et se dirigent en convergeant vers le bord interne où leur tendon se fixe au tibial, au premier tarsalien et à l'angle interne de la tête du premier métatarsien.

Sert à appuyer contre le sol le bord interne du pied pour augmenter son adhérence, mais sert aussi d'adducteur pour le premier doigt.

Hoffmann et Humphry ne le citent pas.

76. Extenseur commun des doigts. (Pl. xvi. fig. 6 et 7. — Pl. xvii, fig. 13).

Peroneo sus-digital (65). Duges.
Extensor longus digitorum. Humphry.
Femoro digiti I-V (78). Hoffmann.

Ce muscle situé à la face antérieure de la jambe naît avec plusieurs autres d'une large aponévrose qui s'insère au bord inférieur de la base du fémur. Les fibres sortent sur la ligne médiane d'un tendon très étroit et s'étalent en éventail à la surface du pied. Au niveau de la deuxième rangée des os du tarse, il se divise en un certain nombre de faisceaux, qui vont se fixer à la face supérieure des métatarsiens à droite et à gauche de la tête de chacun d'eux. Il y a exception pour le pouce, qui ne reçoit qu'un seul faisceaux du côté externe.

Chez le *Siredon* et l'*Amblystoma* ce dernier faisceau n'existe même pas.

Ce muscle sert à soulever le pied ; lorsque celui-ci repose sur le sol, il peut en se contractant tendre à redresser le fémur qui dans la position normale est incliné de bas en haut, sa tête étant à un niveau plus bas que sa base.

Humphry indique, outre les insertions aux cinq métatarsiens, cinq tendons allant aux phalanges terminales des cinq doigts.

Hoffmann dit que ce muscle, après avoir franchi l'articulation tarsienne, se divise en cinq tendons qui se fixent aux phalanges terminales des cinq doigts.

78. Extenseur superficiel du premier doigt. (Pl. xvi, fig. 6 et 8).

C'est un petit muscle plat dont l'insertion supérieure, comme celles de tous les autres extenseurs des doigts, est cachée par le muscle précédent. Il naît avec plusieurs autres de la face supérieure de l'intermédiaire, passe au-dessus du premier tarsalien et du premier métatarsien, et au niveau du milieu de ce dernier os, il unit ses fibres à celles de l'Extenseur du premier doigt (81) sous-jacent.

Un faisceau de fibres se détache du bord interne de ce muscle et se fixe à l'angle interne de la tête du premier métatarsien.

C'est un extenseur du doigt qui, par son faisceau interne, est également adducteur.

79. Extenseur superficiel du deuxième doigt. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Muscle semblable au précédent, il naît aussi de l'intermédiaire et s'unit aux extenseurs sous-jacents du deuxième doigt (82 et 88).

80. Extenseur superficiel du troisième doigt. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Ce muscle provient de deux têtes différentes. La plus interne, qui est étroite et peu développée, sort de la face supérieure de l'intermédiaire ; au niveau du milieu du troisième métatarsien, elle unit ses fibres à celles de l'Extenseur profond sous-jacent (89) au point où vient aboutir la branche externe.

La branche externe est beaucoup plus volumineuse, elle provient de la face supérieure du fibulaire et au niveau du milieu du troisième métatarsien, elle s'unit à la branche interne et à l'Extenseur profond sous-jacent (89).

Ce muscle est extenseur du troisième doigt, il est en même temps adducteur par sa branche interne et déducteur par sa branche externe.

81. Extenseur du premier doigt. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

C'est un muscle très plat situé au-dessous de l'Extenseur superficiel du premier doigt (78). Il naît de la face supérieure du central, se dirige du côté externe et reçoit l'extenseur superficiel (78). Le muscle commun se transforme au niveau de la base du métatarsien,

en un tendon plat, qui recouvre la face supérieure du premier doigt et se fixe à la phalangette.

Chez les *Siredon*, *Amblystoma* et *Triton*, au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, le tendon donne une branche profonde, qui se fixe à la tête de la phalange.

Fonction. Fléchisseur et légèrement adducteur du premier doigt.

82. Extenseur du deuxième doigt. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

Muscle plat analogue au précédent à côté duquel il naît à la face supérieure du central ; il reçoit l'Extenseur superficiel du deuxième doigt (79) et s'unit à l'Extenseur profond sous-jacent (88).

84. Extenseur du quatrième doigt. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Muscle plat et légèrement fusiforme, qui naît de la face supérieure du fibulaire. Au niveau du milieu du quatrième métatarsien il s'unit à l'extenseur profond sous-jacent (90).

C'est un extenseur mais qui joue aussi le rôle de déducteur.

85. Extenseur du cinquième doigt. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Il naît au bord externe du précédent de la face supérieure du fibulaire et se comporte de la même façon par rapport à l'extenseur profond (91) sous-jacent.

88. Extenseur profond du deuxième doigt. (Pl. XVI, fig. 6).

Muscle plat caché par les autres extenseurs du deuxième doigt, il naît de la face supérieure du deuxième tarsalien, recouvre la surface supérieure du deuxième métatarsien et après avoir reçu l'extenseur superficiel (79) et l'extenseur (82) il se transforme en un tendon mince et plat qui recouvre la face supérieure du second doigt et va se terminer à la tête de la phalangette ; au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, il donne une branche profonde à la tête de la deuxième phalange.

89. Extenseur profond du troisième doigt. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

Description analogue à celle du muscle précédent, il donne un rameau à chacune des têtes des segments du troisième doigt.

90. Extenseur profond du quatrième doigt. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

Muscle analogue au précédent, mais relatif au quatrième doigt. Il naît du quatrième tarsalien.

91. Extenseur profond du cinquième doigt. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

Muscle analogue au précédent, mais relatif au cinquième doigt. Il nait du cinquième tarsalien.

HOFFMANN réunit tous les extenseurs superficiels, les extenseurs, et les extenseurs profonds des différents doigts sous le nom de *Tarso-digiti I-V*. Il dit qu'ils naissent du tarse, sans préciser leurs insertions, et fait unir leurs tendons aux prétendus tendons du *Femoro-digiti I-V* (Extenseur commun des doigts (76). A. P.) (*).

HUMPHRY donne une description semblable à celle d'HOFFMANN, mais de plus il mentionne le faisceau qui se fixe à la tête du premier métatarsien, malheureusement il le fait unir au rotateur inverse du pied (92).

92. Rotateur inverse du pied. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Supinator pedis. HUMPHRY.
Fibulæ metatarsum II. HOFFMANN.

Ce muscle a la forme d'un ruban plat situé à la face antérieure de la jambe, il est caché par le bord interne de l'extenseur commun des doigts (76). Il suit le bord externe de la crête tibiale, traverse obliquement le pied et se termine à la face supérieure du tibial et

(*) Les mots entre parenthèses, suivis de mes initiales (A. P.), indiquent le nom que j'ai substitué dans mes descriptions, à celui de l'auteur précité.

du premier tarsalien, au bord postérieur et externe du premier. au bord antérieur et interne du second.

Ce muscle a pour but de soulever le bord interne du pied, quand l'animal porte le membre postérieur en avant.

Humphry et Hoffmann le font naître du fibula et indiquent comme insertion inférieure le deuxième métatarsien.

93. Extenseur tarsien interne. (Pl. xvi, fig. 6, 7 et 8).

Tibio sus-tarsien (61). Duges.
Tibialis anticus. Humphry.
Femoro tibialis (77). Hoffmann.

Ce muscle superficiel bien développé recouvre la face antérieure de la jambe du côté interne. Il naît d'un large tendon qui sort du bord postérieur de la base du fémur dans sa moitié interne. Son insertion inférieure a lieu à la face supérieure du tibial et du premier tarsalien, immédiatement au-dessus de l'insertion du muscle précédent. Il peut avoir pour fonction de soulever les deux os du tarse où il se termine, mais il doit surtout servir à ramener le fémur à l'horizontalité et à soulever ainsi du sol le corps de l'animal. Son insertion mobile est son insertion fémorale.

Humphry et Hoffmann le décrivent avec l'extenseur primitif du tibia (95) sous-jacent.

94. Extenseur tarsien externe. (Pl. xvi, fig. 6, 7 et 8).

Peroneo sus-tarsien (62). Duges.
Peroneus tertius. Humphry.
Femoro tarsali fibularis (79). Hoffmann.

C'est un muscle analogue au précédent, mais situé au bord externe du pied. Il est superficiel, assez bien développé et sort d'un large tendon fixé au bord postérieur de la base du fémur dans sa moitié externe. Son bord interne contracte une certaine adhérence avec le bord externe de l'extenseur commun des doigts (76). Il se fixe inférieurement à la face supérieure du fibulaire, à côté de l'insertion des extenseurs des trois derniers doigts (80, 84 et 85).

Joue le même rôle que l'extenseur tarsien interne, il sert donc

surtout à redresser le fémur et par conséquent à soulever le corps de l'animal.

95. Extenseur primitif du tibia. (Pl. XVI, fig. 6 et 8).

Il est situé au-dessous de l'extenseur tarsien interne (93) et naît du même tendon que lui. Son insertion inférieure recouvre toute la partie diaphysaire du tibia.

Fonction. Sert à l'extension du tibia, mais surtout à redresser le fémur comme les muscles précédents.

96. Extenseur primitif du fibula. (Pl. XVI, fig. 6, 7 et 8).

Peroneo sus-tarsien (62). DUGES.
Peroneus. HUMPHRY.
Femoro fibularis (80). HOFFMANN.

Il est caché en grande partie par l'extenseur tarsien externe (94) et naît du même tendon que lui. Son insertion inférieure recouvre les trois quarts de la face supérieure du fibula.

Fonction. Sert à l'extension du fibula, mais surtout à redresser le fémur, comme le muscle précédent.

99. Déducteur du fibulaire. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4, 6, 7 et 8).

Muscle superficiel situé au bord externe du pied ; il naît de l'angle externe de la base du fibula et se fixe au bord externe du fibulaire au moyen d'une large insertion musculaire, qui s'étend aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure de cet os.

HUMPHRY et HOFFMANN le décrivent avec le suivant.

100. Déducteur du cinquième métatarsien. (Pl. XVI, fig. 1, 3, 4, 6, 7 et 8).

C'est un petit faisceau musculaire, qui naît du bord externe du fibulaire dans sa moitié inférieure, il longe le bord externe du cinquième tarsalien et se termine à l'angle externe de la tête du

cinquième métatarsien. Quelques fibres naissent du tendon terminal du muscle précédent.

Humphry le réunit au précédent sous le nom d'*Adductor minimi digiti*, muscle qui irait du fibula au tarse et au cinquième métatarsien.

Hoffmann décrit aussi une seule masse musculaire qui irait du fibula au cinquième métatarsien.

101. Interosseux de la jambe. (Pl. xvi, fig. 1, 6 et 8).

Pronator tibiæ. Humphry.
Fibulæ tibialis. Hoffmann.

C'est une lame musculaire assez large, qui sort du bord interne du fibula, se dirige obliquement de haut en bas et se fixe au bord externe du tibia.

Empêche l'écartement des deux os de la jambe. Remarquons, en effet, que les extenseurs ou les fléchisseurs de la jambe se fixent surtout au tibia et ceux du pied au fibula.

102 - 103. Extenseur superficiel du tibia. (Tête externe inférieure 102. Tête externe supérieure 103). (Pl. xvi, fig. 6 et 7. Pl. xvii, fig. 9, 10, 12 et 13).

Ileo rotulien (57). Duges.
Gluteo rectus. Humphry.
Ileo extensorius (66). Hoffmann.

C'est un muscle superficiel, peu épais, qui recouvre la face externe de la cuisse. Il est nettement divisé en deux ventres, qui sont deux têtes distinctes d'un même muscle, comme le montre l'étude des anoures ou des sauriens, et non deux muscles distincts comme le croyait Mivart. Les deux têtes ont des insertions tendineuses situées à côté l'une de l'autre à la face externe de l'ilion ; le muscle a une direction oblique et vient passer au-dessus de la face supérieure de la base du fémur, à ce niveau il se transforme en une large aponévrose qui est reliée à droite et à gauche légèrement aux têtes du tibia et du fibula et qui s'insère à la crête tibiale.

De Man considère cette division en deux ventres comme artificielle : or, on la retrouve chez les anoures et les sauriens. Humphry remarque qu'il est séparé du genou par les insertions des muscles dorsaux de la jambe et en conclut qu'il se termine à l'extrémité inférieure du tibia, en rejoignant la cheville du pied.

Hoffmann tombe dans une erreur plus grave et prétend qu'il se fixe aux extenseurs de la jambe.

Fonction. Il est extenseur de la jambe : si on le compare au muscle analogue des autres groupes, on voit qu'il est très peu développé, ce qui s'explique par la présence des extenseurs tarsiens interne et externe (93 et 94) et par celle des extenseurs primitifs du tibia et du fibula (95 et 96).

106-108. Adducteur du tibia. (Pl. xvi, fig. 1, 2 et 7 Pl xvii, fig. 12 et 13).

Pubo sous-tibial (56). Duges.
Rectus femoris internus. Humphry.
Pubo tibialis (61). Hoffmann.

C'est un muscle superficiel assez mince ayant la forme d'un ruban et qui naît par une aponévrose de même largeur de la face ventrale du pubis. L'insertion forme une bande étroite, qui part de l'épine pubienne et s'étend du côté interne le long du bord antérieur du pubis sur la moitié de la largeur de cet os. Elle se confond plus ou moins avec celle de l'adducteur du fémur (117) sous-jacent. Le muscle longe la face interne de la cuisse et se fixe à la face interne de l'extrémité supérieure du tibia. Son insertion inférieure est en partie cachée par l'extenseur tarsien interne (93). Humphry le décrit exactement. Malgré cela Hoffmann considère que le *Rectus femoris internus* de cet auteur serait un rameau du muscle précédent. Cette interprétation n'est guère vraisemblable puisque le *gluteo rectus* d'Humphry (extenseur superficiel du tibia 102-103. A. P.) est sur la face externe de la cuisse, et que cet auteur indique que le *Rectus femoris internus* est sur la face interne. Au muscle qu'il appelle *Pubo-tibialis,* Hoffmann fait correspondre le « Deeper part of the superficial stratum of plantar muscle » d'Humphry, c'est-à-dire un certain nombre de fibres du muscle suivant.

C'est un adducteur de la jambe, il sert également de fléchisseur, si son action s'ajoute à celle du déducteur du fibula (113).

110-111. Fléchisseur du tibia (Pl. XVI, fig. 1 et 2. Pl. XVII, fig. 12 et 13).

Sous-ischio tibial (55). DUGES.
Superficial stratum of plantar muscles of thigh. HUMPHRY.
Pubo ischio tibialis (57). HOFFMANN.

C'est un muscle superficiel volumineux qui recouvre une partie des faces interne et inférieure de la cuisse. Son insertion supérieure est à la face ventrale du bassin ; elle a la forme d'un triangle dont un des côtés se confond avec les symphyses du pubis et de l'ischion, le sommet est au bord antérieur du bassin et la base au bord postérieur, dont elle recouvre le tiers de la longueur. Les fibres musculaires vont en convergeant vers la jambe et se fixent à la face postérieure du tibia ; leur insertion recouvre les deux tiers de la longueur de cet os. L'extrémité inférieure du muscle est comprise dans l'angle formé par le fléchisseur interne des doigts (9, *b.*) et l'extenseur tarsien interne (93).

Fonction. Il fléchit le tibia et par conséquent la jambe.

112. Déducteur caudal inférieur de la cuisse (Pl. XVII, fig. 13).

Coccy sous-femoral (51). DUGES.
Caudo crural. HUMPHRY.
Caudali pubo ischio tibialis (58). HOFFMANN.

C'est un long ruban mince et plat situé à la face ventrale de la queue. Il naît des apophyses inférieures des quatrième et cinquième vertèbres caudales, se dirige vers l'extérieur et vient se fixer au bord postérieur du fléchisseur du tibia (110).

Fonction. Quand il se contracte, il prend comme insertion fixe le point où il s'unit au fléchisseur du tibia (110) et attire à lui la région

des quatrième et cinquième vertèbres caudales de façon à redresser la queue dont la concavité était tournée du côté du membre immobile.

113. Déducteur du fibula (Pl. XVI, fig. 2 et 7. Pl. XVII, fig. 9 et 10).

Ileo peronien (58). DUGES.
Ilio fibular sector of the superficial stratum of dorsal muscles of thigh (Biceps flexor crucis). HUMPHRY.
Ileo femoro fibularis (longue tête) (67) HOFFMANN.

C'est un muscle superficiel qui a la forme d'un ruban mince ; il est situé à la face externe de la cuisse le long de l'extenseur superficiel du tibia (102). Son insertion supérieure est à la face externe de l'ilion, à côté de l'insertion de l'extenseur superficiel du tibia (102). Son insertion inférieure est à la face externe de l'extrémité supérieure du fibula ; elle est cachée par l'extenseur primitif du fibula (96).

HUMPHRY et HOFFMANN le décrivent avec le suivant comme un muscle à deux têtes.

Il est déducteur de la jambe et sert à la fléchir, quand son action s'ajoute à celle de l'adducteur du tibia (106-108).

114. Fléchisseur primitif du fibula (Pl. XVI, fig. 1 et 2. Pl. XVII, fig. 9, 10 et 11).

Femoro péronien (59). DUGES.
Biceps, flexor cruris (femoral origin.). HUMPHRY.
Ileo femoro fibularis (courte tête) (67). HOFFMANN.

Ce muscle a la forme d'un ruban aplati qui naît du côté externe sur la ligne médiane inférieure du fémur, à l'extrémité de la crête fémorale. Son insertion supérieure est cachée par le muscle précédent. Il passe sur la face externe du genou et se fixe à la face externe de l'extrémité antérieure du fibula, au-dessous du muscle précédent. Cette dernière insertion est en partie cachée par l'extenseur primitif du fibula (96).

115. Fléchisseur externe de la jambe (Pl. XVI, fig. 2. Pl. XVII, fig. 9, 10, 12 et 13).

Ischio plantaire (60). DUGES.
Caudo pedal. HUMPHRY.
Ischio flexorius (59). HOFFMANN.

C'est un muscle superficiel situé à la face inférieure de la cuisse où il longe le bord externe du muscle (113). Il s'insère, à l'épine sciatique, à son extrémité supérieure, longe la cuisse, passe sous l'articulation du genou et se termine par une aponévrose qui, à la hauteur du milieu de la jambe, se confond avec l'aponévrose plantaire.

D'après HUMPHRY ce muscle irait chez le *Cryptobranchus* du milieu de la queue jusqu'à l'extrémité des doigts.

Fonction : sert à fléchir la jambe, mais ne doit pas jouer un rôle très actif.

116. Déducteur caudal supérieur de la cuisse (Pl. XVII, Fig. 9, 10 et 13).

Coccy sus-femoral (54). DUGES.
Caudo femoral. HUMPHRY.
Caudali femoralis (65). HOFFMANN.

Ce muscle, situé à la face dorsale de la queue, recouvre exactement le déducteur caudal inférieur de la cuisse (112). C'est un ruban plat et mince dont l'extrémité inférieure un peu élargie sort des quatrième et cinquième vertèbres caudales, se dirige obliquement du côté externe, passe entre le fléchisseur externe de la jambe (115) et le déducteur du fémur (120) et se fixe au niveau de la région trochantérienne à la face externe de la crête fémorale. Il y a là une petite tubérosité osseuse que l'on peut considérer comme un trochanter externe.

Fonction : Il agit, comme le déducteur caudal inférieur de la cuisse (112), pour rendre rectiligne la concavité de la queue ; mais, comme son insertion est osseuse, il doit produire un effet plus considérable.

117. Adducteur du fémur (Pl. XVII, fig. 12, 13 et 14).

Ex pelvi femoral (partim), (53). DUGES.
Anterior partion of plantar muscles of thigh (Pectineus). HUMPHRY.
Pubo ischio femoralis internus (63). HOFFMANN.

C'est un muscle peu volumineux recouvert en grande partie par le muscle adducteur du tibia (106-108). Son aponévrose d'insertion occupe, à la face ventrale du pubis, le bord antérieur depuis l'épine pubienne jusqu'au commencement du dernier tiers. Ses fibres se dirigent obliquement vers l'extérieur, passent au-dessus du trou vasculo-nerveux, au-dessus de l'articulation de la hanche, et s'attachent au bord interne de la diaphyse fémorale. La largeur de l'insertion va en diminuant depuis le trochanter jusqu'à son extrémité postérieure.

D'après HOFFMANN, le muscle correspondant de DUGES serait l'intra-pelvi-fémoral (52).

Fonction. Adducteur du fémur.

119. Fléchisseur du fémur (Pl. XVII, fig. 9, 12 et 14).

Ex pelvi femoral (53). DUGES.
Middle part of the deeper stratum of plantar muscles of thigh. HUMPHRY.
Pubo ischio femoralis externus (62). HOFFMANN.

C'est un muscle volumineux triangulaire situé à la face ventrale du bassin et presque complètement caché par le fléchisseur du tibia (110-111). Sa large insertion supérieure a la forme d'un triangle dont la base se confond avec le bord postérieur de l'ischion. Le côté interne est limité par l'insertion du fléchisseur du tibia (110-111) et le côté externe est une ligne partant de la base du cartilage ypsiloïde et allant rejoindre l'épine sciatique. Les fibres convergent fortement vers l'extérieur et vont se fixer aux faces interne et externe du trochanter interne du fémur.

Sert à fléchir le fémur.

120. Déducteur du fémur (Pl. XVII, fig. 9, 10 et 11).

Ce muscle naît à la face dorsale du bassin ; son insertion se trouve dans la dépression qui est la continuation du sillon que l'on trouve à

la face interne de l'extrémité de l'ilion. Cette insertion s'étend même un peu sur la face interne de l'ilion. Ses fibres se dirigent en convergeant vers l'extérieur, contournent l'ilion sous lequel elles passent et vont se fixer à la face externe de la crête fémorale.

Au-dessus de cette insertion vient se fixer un faisceau musculaire que l'on peut regarder comme une partie du précédent dont il est d'ailleurs difficile de le séparer par dissection. Il naît de la partie voisine de la face interne de l'ilion.

Humphry et Hoffmann décrivent ce muscle avec le suivant, bien qu'ils aient deux fonctions physiologiques très différentes.

121. Extenseur du fémur (Pl. xvi, fig. 7. Pl. xvii, fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 14).

Intra pelvi femoral (52). Duges.
Ilio femoral stratum of dorsal muscles of thigh. Humphry.
Ileo femoralis (68). Hoffmann.

C'est un muscle puissant dont l'insertion supérieure est tout entière sur la face dorsale du bassin où elle recouvre tout le pubis. l'angle antéro-interne de l'ischion et l'extrémité antérieure de l'ilion. Ses fibres passent au-dessus de l'articulation de la hanche et se fixent sur les faces supérieure, interne et externe du fémur, sauf aux deux extrémités de l'os.

Humphry réunit le déducteur du fémur à l'extenseur et les fait naître de l'ilion et de l'ischion, mais il n'indique pas d'insertion pubienne.

Hoffmann les fait sortir uniquement de l'ilion ; il admet de plus que le muscle correspondant de Duges est l'ileo-rotulien (57).

124. Rotateur inverse du fémur (Pl. xvii, fig. 9, 10 et 11).

Ischio femoral part of the deeper stratum of plantar muscles of thigh. Humphry.
Ischio femoralis (64). Hoffmann.

Ce muscle a la forme d'un ruban aplati situé à la face dorsale du bassin. Il naît du bord externe de l'ischion et se dirige en haut et

vers l'extérieur ; il se fixe à la tête du fémur à l'angle externe. Cette dernière insertion est cachée par le déducteur du fémur (120). Il est déducteur de la cuisse, mais de plus la fait légèrement tourner de droite à gauche.

REMARQUES ET CONCLUSIONS RELATIVES AUX URODÈLES.

Le plan du membre postérieur est presque perpendiculaire à l'axe du corps, ce qui rend la marche très lente chez ces animaux.

Supposons que l'animal veuille progresser et porte le pied droit en avant ; à ce moment la partie postérieure du corps, principalement la base de la queue, décrit une courbe à concavité tournée du côté du membre qui progresse.

La cuisse forme avec le corps un angle aigu à ouverture antérieure ; la jambe, qui est presque dans le prolongement du fémur, fait avec le pied un angle très obtus à ouverture antérieure. A ce moment la contraction des déducteurs caudaux (110-111 et 112) redressent la queue dont l'extrémité sert de point d'appui à l'animal et tendent à tirer le fémur en arrière. En même temps, la contraction des extenseurs primitifs de la jambe et des extenseurs du pied transforment, en un angle droit, l'angle obtus que faisaient la jambe et le pied. Ils ont également pour rôle de faire faire un angle droit à la jambe et à la cuisse, et y sont aidés par le fléchisseur du tibia. Cette sorte de position d'équilibre une fois franchie ce sont les muscles antagonistes qui entrent en jeu.

Les fléchisseurs des doigts soulèvent la plante du pied, tandis que les déducteurs du fibula ou du fémur tendent à faire faire à la cuisse et au corps de l'animal un angle aigu, mais cette fois à ouverture postérieure.

C'était l'extenseur du fémur qui avait agi pendant le premier temps de la marche, c'est le fléchisseur du fémur qui agira pendant le deuxième temps pour soulever le corps de l'animal du sol.

Chez les différents urodèles étudiés la musculature est identique, et il n'y a que de très faibles différences à signaler. Ainsi, le fléchisseur externe des doigts (9.*a*) n'a pas d'insertion sur le fibulaire chez

le *Siredon* et l'*Amblystoma*, et la subdivision de la couche musculaire a amené la formation des fléchisseurs de la quatrième phalanginette chez le *Siredon* et l'*Amblystoma*, et du fléchisseur de la première phalange chez ces mêmes urodèles et chez le *Triton*.

Chaque fois que des muscles viennent à manquer, l'os correspondant fait également défaut. Je signalerai pourtant à cette règle une exception, la seule que j'ai rencontrée chez les batraciens et les sauriens ; il existe chez la *Salamandra* un fléchisseur profond de la première phalange (42), bien que cet os fasse défaut. Peut-être la phalangette présente-t-elle un double point d'ossification ?

Comme les urodèles représentent un type ancien et peu modifié, on a cherché à retrouver, par l'étude de leurs os, la disposition primitive des différents rayons du pied et, en particulier, l'axe correspondant à celui du metapterygium des poissons.

Comme je l'ai rappelé au début, l'os a pris naissance dans la cloison fibreuse séparant deux masses musculaires ; en partant de ce principe on peut comprendre de la façon suivante la formation du membre :

La masse musculaire primitive qui le formait s'est étalée en éventail à son extrémité inférieure pour augmenter la surface de sustentation. Elle s'est divisée, suivant sa longueur, en un certain nombre de faisceaux qui ont pu se subdiviser eux-mêmes en plusieurs autres. Le tissu conjonctif séparant les masses musculaires s'est ossifié et il s'est constitué ainsi un certain nombre de rayons osseux, fractionnés, suivant leur longueur, en un certain nombre de segments correspondant à une division semblable des rayons musculaires.

Les muscles, situés à la face supérieure du membre, ont donné les extenseurs ; ceux qui sont à la face inférieure se sont transformés en fléchisseurs, tandis que ceux qui reliaient latéralement deux segments ont donné naissance aux muscles interosseux, tels que ceux que l'on trouve entre le tibia et le fibula, les intermétatarsiens, ou encore ont fourni les adducteurs et les déducteurs.

Primitivement, les segments osseux devaient être tous à peu près de même taille (nageoire des poissons, membre d'Enaliosaurien) et les muscles reliaient simplement chaque segment au segment immédiatement voisin. Ce sont ces muscles qui se retrouvent en grand

nombre chez les urodèles et que j'ai désignés sous le nom de muscles primitifs.

Plus tard une différenciation s'est faite, la partie superficielle des muscles s'est moins fractionnée et il en est résulté des muscles plus longs reliant deux os assez éloignés. C'est cette couche qui recouvre les muscles primitifs. Il est évident que c'est la couche la plus profonde qui pourra nous donner les renseignements les plus précis.

Mais avant de rechercher la disposition des rayons osseux primitifs, indiquée par l'étude des muscles, voyons les dispositions classiques adoptées pour eux.

Gegenbaur (Pl. xx, fig. 37), dans son anatomie comparée, admet un axe principal unique passant par le fémur, le tibia, le tibial, les premiers tarsalien et métatarsien et le premier doigt. De cet axe se détacheraient quatre axes secondaires passant respectivement par chacun des autres doigts.

Wiedersheim, dans son traité d'anatomie comparée, admet deux axes principaux. Le premier passant par le premier doigt est le même que l'axe principal de Gegenbaur. Le deuxième, qui vient aussi du fémur, comprend le fibula, le fibulaire, deux centraux, les deuxièmes tarsalien et métatarsien et le deuxième doigt. C'est de cet axe que partent les rayons qui passent par les troisième, quatrième et cinquième doigts.

L'hypothèse de Gegenbaur est absolument en contradiction avec les faits ; elle suppose, en effet, que les muscles extenseurs et fléchisseurs du pied partent du rayon passant par le tibia pour se fixer en divergeant aux quatre premiers doigts ; or, chez les urodèles tous ces muscles naissent soit du fibula, soit du bord fibulaire du membre postérieur. Au lieu de se diriger du bord interne au bord externe du pied, ils suivent une direction absolument contraire.

Pour la même raison, il faut rejeter l'hypothèse de Wiedersheim.

Dans la zoologie de Claus, on trouve une figure due, paraît-il, à Gegenbaur mais où les axes osseux sont indiqués d'une façon absolument différente.

Dans cette figure, l'axe principal passe par le fémur, le fibula, les cinquièmes tarsalien et métatarsien et le cinquième doigt. Du cinquième tarsalien se détache un axe secondaire comprenant le quatrième tarsalien et le quatrième doigt. L'axe suivant issu du fibulaire passerait par un central, le troisième tarsalien et le troisième

doigt. Le suivant serait constitué par l'intermédiaire, un autre central, le deuxième tarsalien et le deuxième doigt, il se détacherait du fibula ; enfin l'axe le plus interne se détacherait au fémur de l'axe principal, passerait par le tibia, le tibial, le premier tarsalien et le premier doigt.

Cette hypothèse est supérieure aux précédentes puisqu'elle tient compte de la disposition générale des muscles du pied ; on peut lui faire néanmoins plusieurs objections. La première, qu'on peut faire également aux théories précédentes, c'est que l'arrangement des axes osseux primitifs qu'elle admet ne correspond pas à la disposition des os dans les nageoires des enaliosauriens. Or, il serait vraiment étrange qu'une disposition commune aux poissons, aux batraciens et aux reptiles ne se retrouve pas chez ces êtres qui, par leurs caractères, tenaient à ces trois groupes. Si on examine une de leurs nageoires (Pl. XVII, fig. 15), on voit qu'à des distances variables les axes osseux semblent se bifurquer. Si on s'en tient aux êtres actuels, il semble difficile d'admettre que l'axe secondaire passant par le quatrième doigt se détache de l'axe principal à la hauteur du cinquième tarsalien. Si on examine la face postérieure du pied de salamandre, on voit une série de muscles primitifs qui, dans les deux derniers doigts, relient le tarsalien au métatarsien ; celui-ci à la phalange basilaire et celle-ci à la phalange médiane quand elle existe. Si on examine la face antérieure, on voit que les extenseurs de chaque doigt ont un tendon unique correspondant à plusieurs muscles distincts. Le 4e et le 5e doigt ont chacun deux extenseurs qui ont pour insertions le fibulaire et respectivement le 4e et le 5e tarsaliens, indiquant ainsi que la séparation des axes osseux a lieu au fibulaire.

La théorie de Claus n'explique pas non plus pourquoi un des extenseurs du troisième doigt naît de l'intermédiaire, et comment il se fait que chez les urodèles le premier doigt ne reçoit aucun muscle ni du tibia, ni du tibial, ni du premier tarsalien.

Je suppose que le membre est un simple repli constitué par les muscles correspondant à deux somites. La cloison conjonctive qui les sépare donne le fémur (Pl. XX, fig. 36). Le muscle externe, qui a le plus de travail à fournir, s'élargit et se divise en deux. On a donc 3 faisceaux musculaires et 2 cloisons osseuses (tibia et fibula). La partie externe, par deux bipartitions successives, donne naissance à

4 muscles ; ce qui fait en tout 6 faisceaux musculaires et 5 cloisons correspondant à 5 rayons osseux. Au-dessous des métatarsiens les faisceaux musculaires se bifurquent, chaque moitié accompagnant le rayon osseux voisin.

Les rayons osseux primitifs sont donc disposés de la façon suivante (Pl. xx, fig. 35 et 36) : A partir du fémur on a deux rayons, le plus interne est formé par le tibia, le tibial, les premiers tarsalien et métatarsien et le premier doigt. Le plus externe constitué par le fibula donne naissance à deux autres. Le plus interne des deux qui passe par l'intermédiaire, se bifurque au-dessous du central et chaque branche comprend l'une le deuxième, l'autre le troisième doigt avec les tarsaliens et métatarsiens correspondants. La branche externe se subdivise de même au-dessous du fibulaire et donne un rameau pour le quatrième et un pour le cinquième doigt.

J'ai essayé un groupement analogue chez les enaliosauriens, et j'ai pris au hasard la figure du membre de *Sauranodon natans*, que l'on trouve dans Wiedersheim. On voit (Pl. xvii, fig. 15), que la disposition est absolument la même que dans la salamandre, les bifurcations des axes osseux ont même lieu exactement au même niveau, à condition d'homologuer les cinq doigts externes avec les doigts de la salamandre. Le doigt interne (I′) serait un doigt, qui n'aurait pas d'homologue chez les urodèles actuels. Nous verrons que chez les anoures, où il y a six doigts, on est amené à une conclusion analogue.

Chaque doigt peut donc recevoir ses muscles moteurs aussi bien du faisceau musculaire situé à son bord externe que de celui qui est à son bord interne. Ainsi chez les Urodèles le premier doigt reçoit tous ses fléchisseurs du faisceau externe ; et l'extenseur superficiel du troisième doigt (80. Pl. xvi, fig. 8) a une branche allant au fibulaire et une autre à l'intermédiaire.

Par suite du mouvement même de la marche, les muscles, qui se fixent au bord externe des doigts, c'est-à-dire ceux qui viennent de la région fibulaire, ont dû acquérir une plus grande importance ; c'est ce qu'il est facile de vérifier. Par contre le tibia semble devoir présider surtout aux mouvements de la jambe ; c'est, en effet, sur lui que s'insère l'extenseur de la jambe (102-103) et le principal fléchisseur (110-111).

L'étude des muscles nous montre encore l'homologie des segments terminaux des différents doigts, qui tous reçoivent un tendon

des fléchisseurs internes et externes des doigts (9. *a.* et 9. *b.*) et qui n'ont point de fléchisseurs primitifs tels que (20) ou (21) : ce sont les phalangettes.

L'homologie des segments basilaires articulés aux métatarsiens ou phalanges est aussi évidente ; seuls, en effet, ils reçoivent les fléchisseurs profonds tels que : (42), (43), (44), (45), (46).

Rien chez les urodèles ne permet de distinguer les phalangines des phalanginettes.

*
* *

BATRACIENS ANOURES.

J'ai étudié les muscles des anoures suivants :

Rana viridis Lin., 4 exemplaires.
Bufo vulgaris Dum., et Bib. 2 exemplaires.
Bufo pantherinus Dum. et Bib., 6 exemplaires.
Discoglossus pictus Dum. et Bib., 4 exemplaires.
Bombinator igneus Laur, 3 exemplaires.

Après chaque muscle, je cite le nom correspondant de Duges, d'Ecker et d'Hoffmann, j'expose de plus la description donnée par les deux derniers lorsqu'elle diffère de la mienne. J'ai choisi ces trois auteurs : le premier parce qu'il est Français, le second parce que c'est le travail le mieux fait sur la *Rana*, le troisième parce qu'il donne une description générale de la myologie des anoures. Je ne crois pas qu'aucun anatomiste ait, jusqu'à présent, disséqué le *Discoglossus* ou le *Bombinator*, car ces deux batraciens présentent toute une série de muscles, qui leur sont spéciaux, et qui ne sont cités nulle part.

SQUELETTE.

Chez la *Rana viridis*, le *Bufo vulgaris*, le *Bufo pantherinus*,

le *Discoglossus pictus* et *Bombinator igneus*, le squelette du bassin et des membres postérieurs ne présente d'autres différences qu'un nombre variable d'os dans le tarse.

Le bassin est formé par la réunion de l'ilion, du pubis et de l'ischion. Ces deux derniers ont accolé leurs faces dorsales aux faces dorsales des os de mêmes noms situés de l'autre côté, de façon à constituer une sorte de disque.

Ilion (*il.* Pl. XIX, fig. 24). — Il est formé d'une longue branche ou *branche sacrée* terminée par une partie étalée ou *branche articulaire* qui contribue à la formation de la cavité cotyloïde. Cette dernière partie de l'ilion présente une face interne et une face externe, un bord supérieur et un bord inférieur, tandis que la branche sacrée plus ou moins rectangulaire surtout à son extrémité antérieure, présente une face supérieure, une face inférieure, une face interne et une face externe. Au bord supérieur, à la réunion des deux branches, est l'épine iliaque (*ep. il*). Les deux branches articulaires s'unissent l'une à l'autre sur la ligne médiane.

Pubis (*P.* Pl. XX, fig. 30). — Le pubis est cartilagineux, il a la forme d'un segment de cercle, qui aboutit au milieu de la cavité cotyloïde, et qui s'enfonce comme un coin entre la branche articulaire de l'ilion et l'ischion. Il présente un bord libre ventral et une face externe. Le bord libre correspond à la symphyse pubienne.

Ischion (*is.* Pl. XIX, fig. 24. — Il a la forme d'un segment de cercle d'un peu plus de 90° dont le centre est au milieu de la cavité cotyloïde et qui est situé entre la partie supérieure de la branche articulaire de l'ilion et le pubis. Il présente un bord libre qui répond à la symphyse sciatique et qui occupe la partie dorsale et la partie postérieure du bassin. Sa face libre est externe.

Membre postérieur. — Comme pour les urodèles, j'appellerai tête l'extrémité antérieure et base l'extrémité postérieure des différents segments.

Fémur (*Fe.* Pl. XX, fig. 30). — La tête de l'os qui est presque

sphérique pénètre dans la cavité cotyloïde. La diaphyse a une section presque circulaire dans sa moitié antérieure, sauf chez le *Bufo* où il y a une crête fémorale très nette, mais à bord inférieur très large. La moitié postérieure a sa section de plus en plus rectangulaire, comme la base même de l'os, qui présente nettement une face supérieure, une face inférieure et des faces interne et externe. La face inférieure présente deux condyles.

Tibia et Fibula. — Ils sont soudés par leurs faces situées en regard l'une de l'autre, mais un sillon profond indique nettement la présence de deux os. On constate ainsi que c'est la tête tibiale et la base fibulaire qui sont les plus développées. L'ensemble forme l'os de la jambe dont les deux épiphyses sont rectangulaires tandis que la diaphyse a une section elliptique. L'ensemble de l'os présente donc quatre faces qui sont : supérieure, interne, externe et inférieure. La tête présente à la face supérieure une tubérosité tibiale et une tubérosité fibulaire séparées par une gouttière, et à la face postérieure deux condyles articulaires. La base présente à la face inférieure un fort condyle fibulaire, tandis que la partie tibiale est en partie occupée par une profonde gouttière. La face supérieure présente une forte poulie articulaire.

Tarse. — Il est formé par deux os assez volumineux, allongés, soudés l'un à l'autre par leurs têtes et par leurs bases et qui ont reçu les noms d'Astragale (*a.* Pl. XVIII, fig. 17 et 21) pour l'os interne et de Calcaneum (*Ca.* Pl. XVIII, fig. 17 et 21) pour l'os externe. Chacun de ces os est formé d'une diaphyse à section elliptique terminée par deux épiphyses à section rectangulaire. Entre ces os et les métatarsiens est une rangée d'osselets en nombre variable suivant les genres.

Dans le *Discoglossus*; on trouve un premier os semi-lunaire, que j'appellerai, faute de mieux, tarsalien de l'ergot, car c'est à son extrémité postérieure que s'articulent d'une part le métatarsien du doigt supplémentaire des anoures, auquel je conserverai le nom d'ergot donné par Duges, et d'autre part la tête du premier métatarsien. Celui-ci s'articule également avec un petit os, qui ne laisse apercevoir extérieurement qu'une facette triangulaire et qui est le

premier tarsalien. A la suite, en allant du côté externe, on trouve le deuxième et le troisième tarsaliens servant respectivement à l'articulation des deuxième et troisième doigts, ils sont bien développés. Chez le *Bombinator* le premier tarsalien est soudé au tarsalien de l'ergot ; les autres tarsaliens sont comme ceux du *Discoglossus*.

Chez le *Bufo* et la *Rana*, le premier tarsalien est soudé au tarsalien de l'ergot, on voit pourtant nettement la ligne de suture. Les deuxième et troisième tarsaliens forment une petite lame en forme de coin, dont la plus grande épaisseur est du côté interne et qui ne se voit guère qu'au-dessus du deuxième métatarsien. On voit que j'appelle ergot le doigt supplémentaire, et que j'ai donné aux autres les noms de premier, deuxième... cinquième doigts, parce que ce sont les cinq doigts externes qui correspondent aux cinq doigts des urodèles.

Métatarse. — Comprend le métatarsien de l'ergot et les métatarsiens des cinq autres doigts.

Pied. — Je conserve les noms, que j'ai déjà donnés pour les segments des doigts chez les urodèles et pour les mêmes raisons ; le nom de chaque segment sera précédé du numéro d'ordre du doigt correspondant. C'est ainsi, par exemple, que le quatrième doigt présentera en allant du métatarsien à l'extrémité postérieure : une quatrième phalange, une quatrième phalanginette, une quatrième phalangine, et une quatrième phalangette.

L'ensemble des segments forme le tableau suivant :

	Ergot.	1er doigt.	2e doigt.	3e doigt.	4e doigt.	5e doigt.
Phalange	0	1	1	1	1	1
Phalanginette .	0	0	0	0	1	0
Phalangine....	0	0	0	1	1	1
Phalangette...	1	1	1	1	1	1

Chez le *Bombinator*, l'ergot n'a pas de phalangette.

MUSCLES.

9.*c*. Fléchisseur commun des doigts (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 22. Pl. XIX, fig. 25. Pl. XX, fig. 31, 32 et 34).

Bifemoro plantaire (159). DUGES.
Gastrocnemius (127). ECKER.
Bi-femoro plantaris (99). HOFFMANN.

Ce muscle, situé immédiatement sous la peau, se trouve à la face inférieure de la jambe. Il sort d'un large tendon, qui unit les faces inférieures des épiphyses du fémur et de l'os de la jambe. Son insertion doit être considérée comme uniquement fémorale, car les fibres musculaires naissent au niveau de la surface de contact des deux os, au-dessus par conséquent de l'insertion inférieure du tendon. Ce muscle, d'abord très épais, s'amincit peu à peu et se transforme en un fort tendon qui passe sous l'articulation cruro-tarsienne et s'étale sous forme d'aponévrose plantaire. DUGES prétend, ce que je n'ai jamais pu vérifier, qu'il y a un os sesamoïde dans le tendon terminal.

Du côté externe, le muscle reçoit un tendon très grêle qui sort du large tendon de l'extenseur superficiel du tibia (102-104).

L'aponévrose plantaire s'étale sur la face inférieure du pied où elle s'unit aux muscles sous-jacents ; elle se fixe latéralement au bord interne de l'astragale et au bord externe du calcaneum. Elle passe même sous le fléchisseur externe des doigts et se fixe au bord postérieur et au bord externe de la face inférieure de la base du calcanéum. Elle s'épaissit fortement en ce point et constitue le cartilago plantaris des différents auteurs.

De l'aponévrose et du bord postérieur, ou des tendons des muscles suivants naissent un certain nombre de tendons et de muscles que je décrirai plus loin.

Fonction : Par sa contraction, il contribue à la flexion des seg-

ments du pied, qui reçoivent des tendons ou des muscles de l'aponévrose plantaire.

Comparaison. Il ne se trouve pas chez les urodèles, il correspond à l'insertion fémorale du fléchisseur externe des doigts (9*a*) de ces animaux.

9. *d.* Fléchisseur interne des doigts. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17 et 18).

Tibio sous-tarsien (163). DUGES.
Plantaris (136). ECKER.
Tarsali plantaris (125). HOFFMANN.

Ce muscle, qui est en partie recouvert par l'aponévrose plantaire, naît en compagnie de plusieurs autres d'un large tendon fixé au condyle fibulaire de la face inférieure de la base de l'os de la jambe. Il recouvre la moitié astragalienne du pied et unit peu à peu ses fibres à l'aponévrose plantaire, à partir de sa moitié postérieure.

Chez le *Discoglossus*, la partie antérieure du muscle s'unit seule à l'aponévrose plantaire.

Fonction. Contribue à la flexion des muscles ou des tendons, qui partent soit de l'aponévrose plantaire soit de son bord postérieur.

Comparaison. Ce muscle ne se trouve pas exactement chez les urodèles, il correspond à l'insertion fibulaire du fléchisseur interne des doigts (9. *b.*) chez ces batraciens.

9. *e.* Fléchisseur externe des doigts. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII. fig. 17 et 18).

Peroneo sous-phalangettien des trois derniers doigts (220). DUGES.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). HOFFMANN.
Flexor digitorum III, IV, V longus (137). ECKER.

C'est un muscle volumineux fusiforme situé à la plante du pied où il est en partie recouvert par l'aponévrose plantaire. Il naît avec le

précédent du condyle fibulaire de la face inférieure de la base de l'os de la jambe. Il descend en suivant la moitié externe du pied et au niveau de l'articulation tarso-métatarsienne il se transforme en un fort tendon, d'où partent un certain nombre de tendons et de muscles destinés principalement aux segments des trois derniers doigts. Ce tendon n'est pas libre, il passe dans une sorte de gaîne formée par l'aponévrose plantaire et lui est soudé du côté interne.

Fonction. Est surtout préposé à la flexion des segments des trois derniers doigts.

Comparaison. Ce muscle ne se trouve pas aussi individualisé chez les urodèles ; il correspond aux faisceaux d'origine fibulaire du fléchisseur externe des doigts (9*a*) chez ces animaux. Remarquons que ce muscle s'unit du côté interne au fléchisseur interne des doigts (9*d*), comme chez les urodèles. D'ailleurs, chez le *Discoglossus*, qui peut être regardé au point de vue musculaire comme un type de passage entre les urodèles et les anoures, le fléchisseur interne des doigts est soudé au fléchisseur externe sur presque toute la ligne médiane.

9. *i.* Tarso-fléchisseur des doigts (Pl. XVIII, fig. 17 et 18).

Tarso sous-phalangettien des trois premiers doigts (221). DUGES.
Transversus plantæ posterior (139). ECKER.
Transversus plantæ anterior (140). ECKER.
Cartilagini plantari aponeurosis plantaris (128). HOFFMANN.
Tarsali fibulari aponeurosis plantaris (129). HOFFMANN.

C'est un muscle plat situé sous l'aponévrose plantaire. Il naît d'une lame tendineuse insérée à la base du calcanéum, au bord interne de la gouttière servant au passage du tendon du rotateur direct du pied (73). Ses fibres s'étalent en éventail à la face inférieure du pied et s'unissent peu à peu à l'aponévrose plantaire.

HOFFMANN et ECKER en font deux muscles distincts placés l'un à côté de l'autre, je ne vois pas l'utilité de cette division.

Fonction. Sert principalement à la flexion des segments de l'ergot et des deux premiers doigts.

Comparaison. Il correspond chez les urodèles aux fibres d'origine tarsienne du fléchisseur interne des doigts (9, *b*).

De l'aponévrose plantaire et de l'extrémité postérieure des différents fléchisseurs des doigts que je viens de décrire partent un certain nombre de tendons et de muscles auxquels Duges, Ecker et Hoffmann n'ont pas donné (sauf de rares exceptions, que je signalerai) de noms spéciaux, ce qui est très incommode au point de vue de leur comparaison avec les muscles correspondants des urodèles ou des sauriens.

Voici leur description :

10. Tendon fléchisseur de la phalangette de l'ergot (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17).

Ce tendon large et plat naît du bord interne de l'extrémité postérieure de l'aponévrose plantaire, il se fixe à l'extrémité postérieure de la phalangette de l'ergot, qu'il maintient replié à la face inférieure du pied.

Ecker n'en parle pas.

11 et 12. Tendons fléchisseurs des première et deuxième phalangettes (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17, 18, 19 et 20).

Ces tendons plats naissent à côté l'un de l'autre du bord postérieur de l'aponévrose plantaire, ils suivent respectivement la face inférieure des premier et deuxième doigts et se terminent à la tête de la phalangette correspondante. Au niveau des diverses articulations une gaîne tendineuse les maintient appliqués contre les os.

Ils semblent être mus surtout par le tarso-fléchisseur des doigts (9*i*)

13. Tendon fléchisseur de la troisième phalangette (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17, 18, 19 et 20).

Même description que pour les précédents avec cette différence qu'il naît en partie de l'aponévrose plantaire et en partie du tendon du fléchisseur externe des doigts (9*e*).

14 et 15. Tendons fléchisseurs des quatrième et cin-

quième phalangettes (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Description analogue à la précédente avec cette remarque qu'ils naissent tous deux du tendon du fléchisseur externe des doigts (9*e*).

HOFFMANN n'indique pas l'origine différente de ces divers tendons.

Comparaison. Correspondent aux tendons fléchisseurs des phalangettes des urodèles.

17. Fléchisseur de la troisième phalangine (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Tendini sous-phalanginien du medius (200). DUGES.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim). HOFFMANN.
(Un des) *Lumbricales digiti III* (144). ECKER.

Ce muscle naît de l'aponévrose plantaire entre les tendons fléchisseurs de la deuxième et de la troisième phalangettes. Ses fibres descendent en convergeant dans la région du troisième métatarsien, et se transforment au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne en un tendon qui se termine à un demi-cercle fibro-cartilagineux situé au bord antérieur de la tête de la troisième phalangine, à la face inférieure de cet os. L'insertion n'est pas tout à fait sur la ligne médiane du demi-cercle cartilagineux, elle est rejetée sur le bord interne, à cause du passage du tendon fléchisseur de la troisième phalangette (13).

Fonction. Fléchit la troisième phalangine.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles. On peut remarquer, qu'il naît chez ces derniers vis-à-vis de la portion du fléchisseur interne des doigts (9*b*.) que je considère comme correspondant au tarso-fléchisseur des doigts des anoures (9*i*) dont dépend le fléchisseur de la troisième phalangine.

HOFFMANN donne pour le Bufo une description exacte et une fausse pour la *Rana*, il critique même ECKER d'avoir fait insérer le muscle

à la phalangine. Il suffit pourtant de tirer légèrement avec des pinces sur le tendon pour constater quel est le segment qu'il fléchit.

18. Fléchisseur de la quatrième phalangine (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19, 20).

Tendini sous-phalanginettiens (207, 208). DUGES.
Lumbricalis digiti IV (147). ECKER.
Tarsali primo metatarsum primum (106). HOFFMANN.

Ce muscle identique chez la *Rana* et le *Bufo*, quoi qu'en dise HOFFMANN, provient d'un tendon, qui naît du gros tendon du fléchisseur externe des doigts. Il recouvre la face inférieure du pied au niveau du quatrième métatarsien et, arrivé à l'articulation métatarso-phalangienne, son ventre musculaire se transforme en un tendon en partie recouvert par le tendon fléchisseur de la quatrième phalangette (14). Aussi se divise-t-il en deux branches formant gouttière pour le tendon qui le recouvre et attachées à droite et à gauche à un demi-cercle cartilagineux analogue à celui du muscle précédent et fixé à la quatrième phalangine. Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* le tendon supérieur d'insertion est très long et le ventre musculaire est descendu au niveau de la quatrième phalange.

ECKER fait aboutir le tendon de ce muscle à l'extrémité postérieure de la deuxième phalange (quatrième phalanginette A. P.).

HOFFMANN donne une description différente pour le *Bufo* et la *Rana*. Pour le premier il n'indique pas de muscle fléchisseur de la phalangine. C'est probablement un de ceux, qu'il fait terminer à la deuxième phalange (quatrième phalanginette A. P.). Pour la *Rana*, il n'en indique pas et prétend qu'il n'a pu trouver le muscle décrit par ECKER ; il le confond sans doute avec un prétendu muscle allant au quatrième métatarsien.

Fonction. Fléchisseur de la quatrième phalangine.

Comparaison. Correspond exactement au muscle de même nom des urodèles.

19. Fléchisseur de la cinquième phalangine (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Tendini sous-phalanginien du digitule (203). DUGES.
Lumbricalis digiti V (148). ECKER.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). HOFFMANN.

Description analogue à celle du muscle précédent, mais relative au cinquième doigt, avec cette différence, que le tendon ne présente pas inférieurement deux branches, mais une seule aplatie et insérée plutôt au bord interne du demi-cercle fibro-cartilagineux, que sur la ligne médiane à cause du passage du tendon fléchisseur de la cinquième phalangette (15).

Fonction. Fléchit la phalangine du quatrième doigt.

Comparaison. Ne se trouve pas chez les urodèles ; ceux-ci ne présentent pas d'ailleurs de phalangine au cinquième doigt.

HOFFMANN indique ce muscle chez le *Bufo*, mais pas chez la *Rana* malgré la description exacte donnée par ECKER. Il le confond avec un prétendu muscle, qu'il décrit comme allant au métatarsien.

20. Fléchisseur primitif de la troisième phalangine (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Phalango phalanginien du medius (204). DUGES.
Flexor phalangum proprius digiti III (159). ECKER.
Phalangi I phalanx II digiti III (138). HOFFMANN.

Il est formé par deux petits ventres musculaires fixés à droite et à gauche sur la face postérieure de la troisième phalange. Leurs fibres convergent vers la ligne médiane et leur tendon unique passe sous le demi-cercle fibro-cartilagineux, qui sert à l'insertion du fléchisseur de la troisième phalagine (17), il se fixe à la face inférieure de la troisième phalangine sur la ligne médiane, à l'extrémité du premier tiers de l'os.

Fonction. Sert à fléchir la phalangine sur la phalange.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, avec cette différence que chez ces derniers le fléchisseur et le

fléchisseur primitif de la troisième phalangine s'insèrent sur le même demi-cercle cartilagineux.

On peut s'expliquer la chose en remarquant que chez les anoures le demi-cercle en question contracte des adhérences assez nombreuses avec la capsule articulaire ; il est donc assez impropre à l'attache d'un muscle chargé spécialement de fléchir la phalangine sur la phalange.

Duges prétend que ce muscle est propre aux anoures ; il est vrai qu'il ne cite pas le muscle correspondant chez la salamandra.

21. Fléchisseur primitif de la quatrième phalangine. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17, 18, 19 et 20).

Phalangino phalanginettien (209). Duges.
Flexor phalangum proprius digiti IV posterior (164). Ecker.
Phalangi II phalanx III digiti IV (142). Hoffmann.

Petit muscle identique au précédent qui s'insère à la quatrième phalanginette et dont le tendon se termine à la quatrième phalangine.

Fonction et comparaison. Mêmes remarques que pour le précédent.

22. Fléchisseur primitif de la cinquième phalangine. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17, 18, 19 et 20).

Phalango phalanginien du cinquième doigt (206). Duges.
Flexor phalangum proprius digiti V (169). Ecker.
Phalangi I phalanx II digiti V (146). Hoffmann.

Muscle identique au précédent, il naît de la cinquième phalange et se termine à la cinquième phalangine.

Fonction. Sert à fléchir la phalangine sur la phalange. Même remarque que pour le muscle précédent.

Comparaison. Manque chez les urodèles, qui d'ailleurs n'ont pas de phalangine au cinquième doigt.

23. Fléchisseur de la quatrième phalanginette. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17. 18. 19 et 20).

(Un des deux) *Tendini sous-phalanginiens du quatrième doigt* (201). DUGÈS.
Lumbricalis digiti IV (146). ECKER.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). HOFFMANN.

C'est un muscle situé à la face inférieure du pied dans la région du quatrième métatarsien, il descend le long du bord interne du tendon fléchisseur de la quatrième phalangette (14) et s'en écarte un peu au niveau du fléchisseur de la quatrième phalangine (18). Son tendon d'insertion se divise en deux branches, qui se fixent à droite et à gauche du demi-cercle fibro-cartilagineux de la tête de la quatrième phalanginette.

Fonction. Fléchisseur de la phalanginette du quatrième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom que l'on trouve chez le *Siredon* ou l'*Amblystoma*. Le *Triton* et la *Salamandra* n'ont ni le muscle ni l'os correspondants.

ECKER le fait terminer à l'extrémité postérieure de la phalange basilaire du quatrième doigt (quatrième phalange, A. P.). Cette insertion n'est guère vraisemblable, puisqu'il y a un extenseur qui aboutit précisément à la tête de la quatrième phalanginette à la face supérieure du pied.

24. Fléchisseur primitif de la quatrième phalanginette. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Phalango phalanginien du quatrième doigt (205). DUGÈS.
Flexor phalangum proprius digiti IV anterior (163). ECKER.
Phalangi I phalanx II digiti IV (141). HOFFMANN.

Muscle semblable au Fléchisseur primitif de la quatrième phalangine (21), mais il naît de la quatrième phalange et se termine à la quatrième phalanginette.

Fonction. Sert à la flexion de la phalanginette par rapport à la phalange.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles avec la différence déjà signalée pour les muscles analogues ; il ne s'unit pas au fléchisseur de la phalanginette, mais passe sous son insertion pour se fixer isolément à la phalanginette.

27. Adducteur de la phalangette de l'ergot. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17 et 18).

Tibio sous-tarsien (partim) (163). DUGES.
Abductor hallucis (150). ECKER.
Aponeurotico accessorius (131). HOFFMANN.

C'est un petit muscle triangulaire qui naît du bord interne de l'extrémité postérieure de l'aponévrose plantaire, il se termine à son autre extrémité au bord supérieur de la phalangette de l'ergot.

Fonction. Vu le peu de mobilité de l'ergot, sa fonction est peu évidente ; peut-être est-ce un point d'insertion fixe pour le Fléchisseur interne des doigts (9*b*).

Comparaison. Ne se trouve pas chez les Urodèles, où l'ergot manque d'ailleurs.

ECKER et HOFFMANN le considèrent comme le prolongement du fléchisseur interne des doigts (9, *b*).

28. Adducteur du métatarsien de l'ergot. (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

C'est un petit muscle également triangulaire, qui naît au même endroit mais au-dessus du précédent, il est donc surtout visible à la face supérieure du pied ; ses fibres vont se fixer en convergeant au bord supérieur du métatarsien de l'ergot.

Fonction et *comparaison*, mêmes remarques que pour le muscle précédent.

ECKER et HOFFMANN ne le distinguent pas du muscle précédent.

29. Adducteur postérieur du premier métatarsien. (Pl. XVIII, fig. 17 et 18).

Tibio sous-tarsien (partim) (163). Duges.
Abductor longus digiti I (152). Ecker.
Aponeurotico metatarsum I (133). Hoffmann.

Petit muscle triangulaire superficiel, qui naît au-dessous du précédent du bord interne de l'aponévrose plantaire. Ses fibres convergent fortement en bas et du côté interne et se terminent par un tendon qui se fixe au bord interne du premier métatarsien, à peu près au deuxième tiers de la longueur de l'os.

Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus*, au lieu de s'insérer par un tendon rond, il se fixe par une lame aponévrotique large au bord interne du premier métatarsien.

Fonction. Il tend à écarter le premier doigt des autres doigts, ce qui a une certaine importance pour la natation.

Comparaison. Ne correspond à aucun muscle des urodèles.

30. Fléchisseur de la première phalange. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17 et 18).

Tendini sous-phalangien du pouce (185). Duges.
Lumbricalis digiti I (141). Ecker.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127) Hoffmann.

Ce muscle, qui est superficiel, recouvre la face inférieure du premier métatarsien dans sa moitié interne. Ses fibres vont se fixer en convergeant, (mais plutôt du côté interne que sur la ligne médiane), à un demi-cercle cartilagineux semblable à ceux que j'ai décrits à propos des fléchisseurs des phalangines, mais qui contracte des adhérences encore plus étroites avec la capsule articulaire métatarso-phalangienne.

Il peut donc contribuer à la flexion des deux segments par rapport au tarse, mais plus difficilement à celle de la phalange par rapport au métatarsien.

Fonction. Outre son rôle de fléchisseur que je viens d'indiquer il est légèrement adducteur du premier doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des uro-

dèles ; ses relations avec la capsule articulaire ne doivent pas étonner si on remarque que chez les anoures le fléchisseur du métatarsien, correspondant au muscle (36) des urodèles, n'existe pas.

Hoffmann le fait terminer à l'extrémité basilaire du premier métatarsien, de sorte qu'il ne pourrait fléchir la phalange. Outre que la dissection montre qu'il va bien à la phalange, la comparaison avec les urodèles et les sauriens et la présence d'un extenseur correspondant ne peuvent laisser aucun doute sur son insertion terminale.

31. Fléchisseur de la deuxième phalange. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17 et 18).

Deux *Tendini sous-phalangiens du deuxième doigt* (186, 187). Duges.
Lumbricalis digiti II (142). Ecker.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). Hoffmann.

L'insertion supérieure est située au bord externe et un peu plus bas que celle du muscle précédent. Pour tout le reste, même description et mêmes remarques, mais relatives au deuxième doigt.

32. Fléchisseur de la troisième phalange. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17 et 18).

Tendini phalangien du medius (188). Duges.
Lumbricalis digiti III (143). Ecker.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). Hoffmann.

Muscle analogue au précédent chez la *Rana* et le *Bufo*.

Il naît également de l'aponévrose plantaire, suit le bord interne du troisième métatarsien, et vient se terminer au demi-cercle cartilagineux de la tête de la troisième phalange, mais plutôt au bord interne que sur la ligne médiane. Son bord externe est en partie recouvert par le fléchisseur de la troisième phalangine (17).

Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* il y a deux muscles. Le muscle interne est analogue à celui que je viens de décrire, mais s'insère nettement au bord interne de la tête de la phalange, il est

moins développé que chez le *Bufo*. Le muscle externe est peu développé et se fixe au bord externe de la tête de la phalange.

Fonctions. Analogues à celles du fléchisseur de la première phalange (30).

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles et, comme pour le muscle précédent, les adhérences du cartilage d'insertion et de la capsule articulaire s'expliquent par l'absence d'un fléchisseur correspondant du métatarsien.

Remarquons que les deux muscles du *Bombinator* et du *Discoglossus* sont les deux moitiés d'un même muscle et que nous retrouvons la même division en deux parties chez les Urodèles.

Hoffmann fait arrêter ce muscle au métatarsien, de plus il indique une division de ce muscle en deux parties chez le Bufo, et deux muscles différents chez la Rana.

33. Fléchisseur de la quatrième phalange. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17 et 18).

Tendini phalangien du quatrième doigt (189). Duges.
(Un des) *deux Tendini sous-phalanginiens du quatrième doigt* (202). Duges.
Lumbricalis digiti IV (145). Ecker.
Flexor brevis digiti IV (162). Ecker.
Tarso metatarsi et digiti pedis (partim) (127). Hoffmann.
Cartilagini plantari metatarsus IV (140). Hoffmann.

Les deux faisceaux musculaires qui servent à la flexion de la quatrième phalange ont été considérés par les différents auteurs comme deux muscles distincts : j'estime que ce sont les deux parties d'un même muscle. Nous avon vu, en effet par l'exemple du fléchisseur de la troisième phalange (32), qu'un même muscle peut être simple (*Rana, Bufo*) ou formé de deux parties (*Bombinator*, *Discoglossus*) Ce muscle est d'ailleurs divisé en deux chez les urodèles et pour la même raison que pour les anoures, c'est-à-dire le passage des fléchisseurs de la phalangette, de la phalangine et de la phalanginette.

Ce muscle naît du bord inférieur de l'aponévrose plantaire.

Les insertions des deux parties sont séparées par le gros tendon

terminal du Fléchisseur externe des doigts (9*e*). La moitié interne suit le bord correspondant du quatrième métatarsien et s'insère au demi-cercle cartilagineux qui continue la tête de la quatrième phalange. La moitié externe suit le bord correspondant du quatrième métatarsien et se comporte de même.

Fonction. Fléchit la phalange du quatrième doigt; de plus la moitié interne peut jouer le rôle d'adducteur, et la moitié externe le rôle de déducteur.

Comparaison. Correspond aux deux parties du muscle de même nom chez les urodèles.

Hoffmann décrit chez le *Bufo* et la *Rana* trois muscles : les deux premiers, qui correspondent à ma branche interne, seraient des rameaux du *Tarso-metatarsi* et *digiti pedis* (127) de cet auteur, le troisième serait un des ventres du *Cartilagini plantari metatarsus* IV, V (140) de cet auteur.

Ces trois muscles se termineraient au quatrième métatarsien.

34. Fléchisseur de la cinquième phalange. (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, 17 et 18).

Sous-tarso in phalangien du digitule (191). Duges.
Sous-tarso ex phalangien du digitule (190). Duges.
Flexor brevis digiti V (167). Ecker.
Adductor digiti V (166). Ecker.
Cartilagini plantari metatarsus V (140). Hoffmann.
Cartilagini plantari metatarsum V (144). Hoffmann.

Pour des raisons analogues à celles que j'ai données pour le muscle précédent, je considère ces deux muscles comme deux parties d'un même tout, d'autant plus que chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* il est très difficile de les séparer.

(*Rana, Bufo*). On a deux muscles bien développés descendant l'un le long du bord interne, l'autre le long du bord externe du cinquième métatarsien. Ils sont séparés par le tendon fléchisseur de la phalangette (15) et par le fléchisseur de la cinquième phalangine (19), qui recouvre même le bord externe de la moitié interne du Fléchisseur de la cinquième phalange. Ces deux moitiés se

fixent du côté interne et du côté externe de la phalange du cinquième doigt comme les muscles analogues des autres doigts.

Bombinator et *Discoglossus*. La branche externe est très peu développée et se confond presqu'avec la branche interne ; toutes deux sont situées du côté externe par rapport au tendon fléchisseur de la cinquième phalangette. Chez le *Bombinator* une partie des fibres de la partie interne s'insère sur le cinquième métatarsien.

Fonction. Fléchisseur de la cinquième phalange. Chez la *Rana* et le *Bufo* une des moitiés peut être considérée comme servant d'adducteur, l'autre de déducteur. Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* aucune partie ne sert à l'adduction.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles. Chez le *Bombinator*, qui au point de vue de la musculature est, comme je l'ai déjà dit, le terme de passage entre les urodèles et les anoures, une partie des fibres se fixe au métatarsien rappelant le fléchisseur du cinquième métatarsien des urodèles (40).

Ecker indique le cinquième métatarsien comme insertion inférieure de la moitié externe du muscle, chez la *Rana*.

Hoffmann indique ce même os comme point d'insertion de la moitié interne et de la moitié externe du muscle.

42. Fléchisseur profond de la première phalange. (Pl. xviii, fig. 17, 19 et 20).

Sous-metatarso phalangien du pouce (193). Duges.
Flexor brevis digiti I (153). Ecker.
Metatarso II metatarsum I minor (134). Hoffmann.

C'est un muscle qui a la forme d'un ruban aplati, situé sous le tendon fléchisseur de la première phalangette à la face inférieure du pied. Il naît par un tendon du premier tarsalien, mais à la limite du second tarsalien. Il se dirige obliquement vers l'intérieur, suit le bord externe du premier métatarsien et au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, il se continue par un tendon qui passe sous le fibro-cartilage d'insertion du fléchisseur de la première phalange

(30) et se fixe sur la ligne médiane du premier métatarsien, à la face inférieure et au premier tiers de la longueur de cet os.

Fonction. Fléchit la première phalange.

Comparaison. Ses points d'insertion ne laissent aucun doute ; il correspond évidemment au muscle de même nom des urodèles, mais ici le fléchisseur primitif de la phalange sous-jacent n'existe pas. Ce muscle est d'ailleurs analogue à ceux que je vais étudier, et dont l'homologie ne peut être discutable.

Ecker et Hoffmann le font naître du deuxième métatarsien, de plus Hoffmann le termine au premier métatarsien.

43. Fléchisseur profond de la deuxième phalange. (Pl. xviii, fig. 19).

(*Bombinator*, *Discoglossus*). C'est un muscle analogue au précédent en forme de ruban aplati, qui naît par un court tendon de la face inférieure du troisième tarsalien, sur la ligne médiane de cet os. Il se dirige obliquement vers l'intérieur, recouvre la ligne médiane du deuxième métatarsien et à la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne se transforme en un tendon, qui s'unit à celui du fléchisseur primitif de la deuxième phalange (49) sous-jacent. Ce muscle n'existe ni chez la *Rana*, ni chez le *Bufo*.

Fonction. Fléchisseur de la phalange du deuxième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais chez ceux-ci la lame tendineuse d'insertion n'est généralement pas attachée au troisième tarsalien, elle est simplement fixée à ses deux extrémités.

Hoffmann ne fait pas mention de ce muscle.

44. Fléchisseur profond de la troisième phalange. (Pl. xviii, fig. 19).

(*Bombinator*). Ce muscle, de même forme que le précédent, naît à côté de lui de la face inférieure du troisième tarsalien, il recouvre la ligne médiane du troisième métatarsien et, comme le précédent,

à la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne il se transforme en un tendon qui s'unit au fléchisseur primitif de la troisième phalange (50) sous-jacent.

Ce muscle manque chez la *Rana*, le *Bufo* et le *Discoglossus*.

Fonction. Fléchit la phalange du troisième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles.

Aucun auteur ne le cite.

45. Fléchisseur profond de la quatrième phalange.

N'existe dans aucun des types que j'ai étudiés.

46. Fléchisseur profond de la cinquième phalange. (Pl. XVIII, fig. 19).

(*Bombinator*). Muscle analogue au précédent : il naît par un tendon du bord externe du troisième tarsalien à la face inférieure de cet os, se dirige obliquement vers l'extérieur, recouvre le bord interne du cinquième métatarsien et au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, se transforme en un tendon qui s'unit au fléchisseur primitif de la cinquième phalange (52) sous-jacent.

Ce muscle manque chez la *Rana*, le *Bufo* et le *Discoglossus*.

Fonction. Fléchisseur de la phalange du cinquième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais l'insertion supérieure a été un peu reportée du côté interne, probablement à cause de l'absence des quatrième et cinquième tarsaliens.

Ce qui confirme les homologies des muscles que nous venons de décrire avec ceux des urodèles, c'est qu'on trouve une lame tendineuse qui réunit le bord externe du tendon du fléchisseur profond de la cinquième phalange des anoures avec l'extrémité inférieure du calcanéum. En outre, au-dessus du tendon du fléchisseur profond de la cinquième phalange est une lame aponévrotique, qui va rejoindre au bord externe du calcanéum l'aponévrose plantaire et

qui correspond sans doute au Fléchisseur profond commun des phalanges (41), muscle qui existe chez les urodèles, mais qui a disparu chez les anoures.

Aucun auteur ne cite ce muscle.

47. Adducteur accessoire du cinquième métatarsien. (Pl. XVIII, fig. 19).

(*Bombinator*, *Discoglossus*). C'est un muscle qui prend naissance à la face inférieure du troisième tarsalien, au même point que le précédent qui le recouvre en partie. Ses fibres vont se fixer en s'étalant à la face inférieure du cinquième métatarsien dans la partie diaphysaire, au bord externe de l'insertion du fléchisseur primitif de la cinquième phalange (52).

Manque chez la *Rana* et le *Bufo*.

Fonction. Sert d'adducteur au cinquième métatarsien.

Comparaison. Je n'ai pu trouver de muscle homologue ni chez les urodèles ni même chez les sauriens.

Aucun auteur ne cite ce muscle.

49. Fléchisseur primitif de la deuxième phalange. (Pl. XVIII, fig. 17. 19 et 20).

Sous-metatarso phalangien du second doigt (194). Duges.
Flexor digiti II proprius (156). Ecker.
Metatarso II phalanx I digiti II (136). Hoffmann.

Ce muscle, caché sous les autres fléchisseurs des différents segments du premier doigt, a la forme d'un ruban mince et étroit qui sort de la face inférieure du deuxième métatarsien sur la ligne médiane et dans la moitié supérieure de cet os. Au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne il se transforme en un tendon qui se comporte comme ceux des fléchisseurs primitifs des autres segments des doigts, c'est-à-dire qu'il passe sous le cartilage d'insertion du fléchisseur de la deuxième phalange (34) et se fixe à la face inférieure de la deuxième phalange, sur la ligne médiane et au niveau du premier tiers de cet os.

Fonction. Fléchit la phalange sur le métatarsien.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, avec cette différence qu'il passe sous le fibro-cartilage d'insertion du fléchisseur de la deuxième phalange, au lieu de s'y fixer.

50. Fléchisseur primitif de la troisième phalange. (Pl. XVIII, fig. 17. 19 et 20).

Sous-metatarso phalangien du medius (195). DUGES.
Flexor digiti III proprius (158). ECKER.
Metatarso III phalanx I digiti III (137). HOFFMANN.

Muscle analogue au précédent mais relatif au troisième doigt.

51. Fléchisseur primitif de la quatrième phalange. (Pl. XVIII, fig. 17. 19 et 20).

Sous-metatarso phalangien du quatrième doigt (196). DUGES.
Flexor digiti IV proprius (161). ECKER.
Metatarso IV phalanx I digiti IV (139). HOFFMANN.

Muscle analogue au précédent mais relatif au quatrième doigt. Il est beaucoup plus développé.

52. Fléchisseur primitif de la cinquième phalange. (Pl. XVIII, fig. 17. 19 et 20).

Sous-metatarso phalangien du digitule (19). DUGES.
Flexor digiti V proprius (168). ECKER.
Metatarso V phalanx I digiti V (145). HOFFMANN.

Muscle analogue au précédent mais relatif au cinquième doigt.

53. Fléchisseur primitif du premier métatarsien. Pl. XVIII, fig. 17. 19 et 20).

Sous-tarso metatarso phalangien du pouce (192). DUGES.
Opponens digiti I (154). ECKER.
Metatarso II metatarsum I major (135). HOFFMANN.

C'est un muscle plat recouvert par tous les autres fléchisseurs du premier métatarsien. Chez le *Discoglossus*, le *Bombinator* et la *Rana* il naît du deuxième tarsalien. Chez le *Bufo* son insertion a été reportée vers l'extérieur et il sort du premier tarsalien. Son insertion inférieure recouvre la face inférieure de la diaphyse du premier métatarsien, sauf le bord externe de l'os.

Fonction. Fléchisseur, mais aussi déducteur sauf chez le *Bufo*.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais il est plus développé.

Ecker et Hoffmann le font naître du deuxième métatarsien.

54. Déducteur du deuxième doigt. (Pl. xviii, fig. 17, 19 et 20).

Sous-tarso métatarsien du deuxième doigt (173). Duges.
Flexor metatarsi digiti II (155). Ecker.
Tarsali fibulari metatarsum II (130). Hoffmann.

C'est un muscle triangulaire caché par les fléchisseurs du deuxième et du troisième doigts. Il tire son origine d'une lame tendineuse qui naît du bord externe du deuxième tarsalien et va rejoindre l'angle externe de la base du Calcaneum sur la face inférieure de cet os. L'insertion de fibres sur cette lame tendineuse a lieu au niveau de la têtedu quatrième tarsalien, de là les fibres s'étalent en éventail et se dirigent du côté interne et se fixent à la moitié interne de la face inférieure de la diaphyse du deuxième métatarsien.

Fonction. Ce muscle est nettement déducteur car son insertion physiologique est l'angle externe du calcaneum, comme l'indique la direction des fibres.

Comparaison. Vu son insertion inférieure le long du fléchisseur primitif de la deuxième phalange et le fléchisseur profond du même os, il est difficile qu'il ne corresponde pas à la moitié externe du fléchisseur primitif du deuxième métatarsien (54) des Urodèles. On sait que ce muscle a des tendances à naître du côté externe du pied,

car son insertion supérieure recouvre le bord interne du troisième tarsalien.

55. Déducteur du troisième doigt. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Sous-calcaneo metatarsien du medius (174). DUGES.
Flexor metatarsi digiti III (157). ECKER.
Tarsali fibulari metatarsum III (130). HOFFMANN.

Ce muscle, semblable au précédent, naît à son bord externe et se termine à la surface correspondante du troisième doigt.

Fonction. Comme le précédent il est nettement déducteur.

Comparaison. Correspond à la moitié externe du fléchisseur primitif du troisième doigt des Urodèles.

56. Déducteur du quatrième doigt. (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

(Un des trois) *Metatarso métatarsiens* (175). DUGES.
Flexor metatarsi digiti IV (160). ECKER.
Tarsali fibulari metatarsum IV (130). HOFFMANN.

(*Rana*, *Bufo*). Ce muscle, semblable au précédent, naît du côté externe et son tendon se détache des précédents vis à vis de l'insertion au calcanéum. Il est peu développé et ne s'insère que dans la moitié supérieure de la diaphyse du quatrième métatarsien.

(*Bombinator* et *Discoglossus*). Chez ces deux anoures il est beaucoup plus développé et arrive jusqu'à l'extrémité postérieure du quatrième métatarsien, mais sa face inférieure est en partie cachée par le quatrième intermétatarsien (70).

Fonction. Déducteur du quatrième doigt.

Comparaison. Correspond à la moitié externe du fléchisseur primitif du quatrième métatarsien des urodèles (56).

DUGES le considère comme un muscle propre aux anoures.

57. Déducteur du cinquième doigt. (Pl. XVII, fig. 16. Pl. XVIII, fig. 17, 18, 19 et 20).

Calcaneo ex métatarsien du digitule (169). DUGES.
Abductor digiti V (165). ECKER.
Tarsali fibulari metatarsum V (143). HOFFMANN.

Muscle semblable au précédent, il naît à côté de lui mais son tendon supérieur se fixe directement au calcaneum. Ses fibres se fixent à la moitié externe de la face inférieure du cinquième métatarsien dans la partie diaphysaire.

Fonction. Déducteur du cinquième doigt.

Comparaison. Correspond à la moitié externe du fléchisseur primitif du cinquième métatarsien (57) des urodèles.

67. Premier intermétatarsien. (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

Premier intermétatarsien (170). DUGES.
Interosseus (170). ECKER.
Metatarso I metatarsum II (147). HOFFMANN.

Ce muscle a la forme d'un ruban aplati étendu entre les deux premiers métatarsiens. L'une de ses insertions se trouve au bord externe du premier métatarsien, à côté de celle du fléchisseur primitif du premier métatarsien (53), l'autre est au bord interne du deuxième métatarsien, à côté de l'insertion du Déducteur du deuxième doigt (54). Les fibres ont une direction nettement oblique de bas en haut et de l'intérieur vers l'extérieur chez le *Bombinator* et le *Discoglossus*, cette obliquité est très faible chez le *Bufo* et la *Rana*.

Fonction. Sert à rapprocher l'un de l'autre les deux premiers doigts.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles.

68. Deuxième intermétatarsien (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

Deuxième intermétatarsien (171). DUGES.
Metatarso II metatarsum III (148). HOFFMANN.
Interosseus (171). ECKER.

Muscle semblable étendu entre les deuxième et troisième métatarsiens. Description analogue.

69. Troisième intermétatarsien (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

Troisième intermétatarsien (172). DUGES.
Interosseus (172). ECKER.
Metatarso III metatarsum V (149). HOFFMANN.

Muscle semblable au précédent et allant du troisième au quatrième métatarsien. Chez tous les anoures que j'ai étudiés ses fibres ont une direction oblique de bas en haut et de l'intérieur à l'extérieur. Chez la *Rana*, il est dans le prolongement du quatrième intermétatarsien et l'insertion externe de l'un est au contact de l'insertion interne de l'autre. Cette disposition a trompé les différents anatomistes et leur a fait croire à la présence d'un seul intermétatarsien allant directement du troisième au cinquième métatarsien.

Fonction. Sert à rapprocher le troisième et le quatrième métatarsien.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles. DUGES, ECKER et HOFFMANN décrivent un seul muscle allant du troisième au cinquième métatarsien.

70. Quatrième intermétatarsien (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

Troisième intermétatarsien (172). DUGES.
Interosseus (172). ECKER.
Metatarso III metatarsum V (149). HOFFMANN.

Muscle semblable au précédent, situé entre les quatrième et cinquième métatarsiens. Description et remarques analogues à celles du muscle précédent.

71. Quatrième intermétatarsien accessoire (Pl. XVIII, fig. 17, 21 et 23).

(Un des trois) *Metatarso métatarsiens* (176). DUGES.

C'est un muscle semblable aux précédents, mais qui fait plutôt partie de la musculature supérieure du pied ; du côté inférieur, il est en effet caché par différents muscles, en particulier par les déducteurs du quatrième et du cinquième doigts. Il s'insère au bord interne du cinquième métatarsien sur le quart supérieur de la longueur de l'os ; son insertion sur le bord externe du quatrième métatarsien est un peu plus longue.

Fonction. Mêmes fonctions que le quatrième intermétatarsien.

Comparaison. C'est probablement la partie supérieure du quatrième intermétatarsien qui a été repoussée à la face supérieure du pied par le déducteur du quatrième doigt (56). Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* où ce déducteur passe au-dessus du quatrième intermétatarsien, les deux muscles sont complètement séparés.

DUGES est le seul qui le cite.

73. Rotateur direct du pied (Pl. XVIII, fig. 17, 19 et 20).

Tibio sous-astragalien (162). DUGES.
Calcaneo scaphoïdien (164). DUGES.
Extensor tarsi (135). ECKER.
Adductor longus digiti I (151). ECKER.
Tarso tarsale tibiale (126). HOFFMANN.
Tarsali fibulari et tibiali-tarsale et metatarsale I. HOFFMANN.

Ce muscle est formé de deux muscles bien individualisés chez les anoures, mais qui correspondent à un seul muscle aussi bien chez les urodèles que chez les sauriens.

La partie interne naît d'un large tendon fixé à la base du fibula, à la face inférieure de cet os et d'où sont déjà sortis le fléchisseur externe (9*e*) et le fléchisseur interne (9*d*) des doigts ; ce dernier muscle le recouvre d'ailleurs. Il se fixe à la face inférieure de l'astragale, sur les deux tiers inférieurs de la diaphyse.

La partie externe naît du calcaneum et de l'astragale. Son insertion calcanéenne la plus étendue a la forme d'un triangle dont la base suit le bord postérieur de la tête de l'os et dont le sommet aboutit à l'extrémité inférieure de la diaphyse du côté interne. L'insertion astragalienne recouvre le bord externe de la diaphyse dans le tiers antérieur. Les fibres convergent fortement vers la ligne de jonction des bases du calcaneum et de l'astragale et là se transforment en un tendon qui passe dans une gouttière située entre ces deux bases et s'étale à la face inférieure du tarsalien de l'ergot où il se fixe. Un autre tendon réunissant le tarsalien au métatarsien de l'ergot lui fait pour ainsi dire suite. Ce muscle est complètement caché par le fléchisseur externe des doigts (9*e*).

Fonction. La partie interne tend à fléchir l'astragale tout en lui donnant un léger mouvement de rotation. La partie externe se fixe uniquement au tarsalien de l'ergot, mais vu les liaisons de cet os avec les os voisins, elle a évidemment pour but la rotation du pied dans le sens direct.

Comparaison. Les urodèles possèdent un rotateur direct du pied (73). La partie interne de celui des urodèles correspond aux fibres s'insérant à la base du tibia et la partie externe aux fibres s'insérant au fibulaire. Chez les urodèles, l'insertion inférieure du muscle se trouve sur le tibial, le premier tarsalien et le premier métatarsien. Hoffmann indique le premier métatarsien comme insertion inférieure du muscle chez les anoures.

74. Long rotateur direct du pied (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17, 18, 21 et 22).

Cruro astragalien (160). Duges.
Tibialis posticus (128). Ecker.
Cruro tarsale tibiale (100). Hoffmann.

Ce muscle est en partie caché par le fléchisseur commun des doigts (9*c*). Il naît de l'os de la jambe par une large insertion qui recouvre presque complètement la face inférieure de sa diaphyse. A l'extrémité postérieure de l'os, il se transforme en un tendon logé dans une gouttière profonde fibulo-tibiale. Ce tendon faisant un

angle droit passe entre la face postérieure de l'os de la jambe et la face antérieure de l'astragale et vient se fixer à la face supérieure du pied au milieu de la tête de l'astragale.

Fonction. Sert sans doute à étendre le pied tout en lui donnant un mouvement de rotation.

Comparaison. Correspond peut-être à la partie antérieure du rotateur direct du pied des urodèles. Il est probable pourtant que c'est un muscle propre aux anoures.

76. Extenseur commun des doigts (Pl. XVIII, fig. 17 et 22).

Peroneo sus-phalangien du quatrième doigt (178). DUGES.
Extensor longus digiti IV (181). ECKER.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti longus IV (109). HOFFMANN.

Ce muscle superficiel, situé à la face supérieure du pied, naît de l'extrémité inférieure de l'os de la jambe à la face externe, immédiatement au-dessus de la base de cet os. Il contourne le bord de l'os de la jambe passe entre la tête de l'astragale et celle du calcaneum et arrivé au niveau du milieu de cet os se comporte de différentes façons suivant les anoures.

(*Bufo.*) Il s'étale en éventail à la surface du pied et donne des fibres de renforcement aux extenseurs superficiels des deuxième et troisième phalanges (79 et 80), aux extenseurs des quatrième et cinquième phalanges (84 *a.* et 85) et à l'extenseur de la quatrième phalanginette (84 *b.*). Ces rameaux sont de volumes inégaux. Les extenseurs des deuxième et troisième phalanges (79 et 80) donnent chacun un petit rameau accessoire respectivement aux portions externes des extenseurs profonds des deuxième et troisième doigts (88″ et 89″) ; l'extenseur commun des doigts contribue à leur formation.

(*Bombinator* et *Discoglossus.*) Le muscle bien que plus étalé ne fournit aucune branche aux extenseurs du deuxième doigt ; les rameaux qu'il fournit aux autres doigts sont les mêmes que pour le *Bufo*, mais sont plus larges.

(*Rana.*) Le muscle a la forme d'un simple ruban étroit qui vient renforcer l'extenseur de la quatrième phalange (84, *a*).

Fonction. Contribue à l'extension d'un certain nombre de segments des doigts.

Comparaison. Correspond au muscle du même nom des urodèles, mais chez les anoures il s'est uni aux différents extenseurs des doigts, car il ne pouvait rejoindre les métatarsiens à cause de la division en deux et des insertions métatarsiennes des extenseurs profonds des différents doigts. Son rôle est d'ailleurs très faible, car ne pouvant avoir une insertion supérieure fémorale à cause de la grande longueur du tarse chez les anoures, il s'est fixé à la base du fibula. C'est cette faible importance, au point de vue physiologique, qui explique la variabilité anatomique du muscle chez les anoures.

Hoffmann décrit chez le *Bufo* deux muscles : le premier naîtrait du tarsale fibulaire (*calcanéum* A.P.) à côté du *Tarsali fibulari-phalanx prima digiti* I, II, III. (Extenseurs superficiels des trois premières phalanges 78, 79 et 80-A.P.) et irait s'insérer inférieurement à la face supérieure de la quatrième phalange. Le second serait une partie détachée du Cruro tarsale tibiale inferior (Partie inférieure du rotateur inverse du pied, 92, A.P.) et viendrait rejoindre le premier.

77. Extenseur superficiel de l'ergot (Pl. xviii, fig. 21 et 22).

C'est un lambeau détaché du muscle suivant dont l'extrémité tendineuse va s'insérer à la phalangette de l'ergot.

Comparaison. Ce muscle n'a pas d'homologue chez les urodèles chez qui, d'ailleurs, manque l'ergot.

78. Extenseur superficiel de la première phalange (Pl. xviii, fig. 21 et 22).

Calcaneo sus-métatarsien du pouce (166). Duges.
Extensor longus digiti I (174). Ecker.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti I (108). Hoffmann.

L'insertion charnue de ce muscle se trouve avec celles de l'extenseur superficiel de la deuxième phalange (79) et de l'extenseur superficiel de la troisième phalange (80), à la face supérieure du calcaneum, au bord interne de l'extrémité postérieure de la diaphyse de cet os. Ces muscles forment un premier plan musculaire donnant des rameaux à l'ergot et aux trois premiers doigts. Celui qui est destiné au premier doigt donne lui-même naissance à deux branches. La plus importante occupe la ligne médiane du premier métatarsien et, au niveau du milieu de cet os, va s'unir à l'extenseur de la première phalange (81) sous-jacent. La deuxième branche, située du côté interne, va s'unir à l'extenseur profond interne du premier doigt (87′). Chez la *Rana,* cette deuxième branche se fixe directement au premier métatarsien.

Chez le *Discoglossus* et le *Bombinator* même description, seulement l'insertion supérieure des trois fléchisseurs superficiels occupe une plus grande longueur au bord interne du calcanéum. De plus, chez le *Discoglossus*, un petit faisceau musculaire va aboutir au tarsalien de l'ergot.

Fonction. Contribue à l'extension du premier doigt, mais il est en même temps adducteur.

Comparaison. Il correspond à l'extenseur superficiel du premier doigt des urodèles.

79. Extenseur superficiel de la deuxième phalange (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Calcaneo sus-phalangien du deuxième doigt (182). Duges.
Extensor digiti II longus (177). Ecker.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti II (108). Hoffmann.

Ce muscle qui suit le bord externe du précédent a son insertion au bord interne du calcaneum, mais à un niveau un peu inférieur. Il occupe la ligne médiane du deuxième doigt et, au niveau du milieu de cet os, il s'unit à l'extenseur de la deuxième phalange (82) sous-jacent. De son bord externe se détache un petit faisceau accessoire qui s'unit à l'extenseur profond externe du deuxième doigt (88″).

Fonction. Sert principalement à l'extension de la deuxième phalange.

Comparaison. Correspond à l'extenseur superficiel du deuxième doigt des urodèles.

80. Extenseur superficiel de la troisième phalange (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Sus-astragalo phalanginien du medius (199). DUGES.
Extensor digiti III longus (179). ECKER.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti III (108). HOFFMANN.

C'est un muscle semblable au précédent, mais dont l'insertion est à un niveau un peu inférieur ; description semblable, mais relative au troisième doigt.

Fonction. Extenseur de la phalange du troisième doigt.

Comparaison. Correspond à l'extenseur superficiel du troisième doigt des urodèles, mais comme chez les anoures le fibulaire et l'intermédiaire sont soudés, on ne voit pas chez eux les deux ventres que l'on constate chez les urodèles.

81. Extenseur de la première phalange (Pl. XVIII, fig. 21 et 23).

Ce muscle est en grande partie caché par l'extenseur superficiel de la première phalange (78) : son insertion supérieure se trouve du côté externe de l'extrémité postérieure de la diaphyse de l'astragale. Il naît là avec les extenseurs de la deuxième et de la troisième phalanges (82, 83) et leur ensemble forme un plan musculaire en partie recouvert par les extenseurs superficiels des mêmes phalanges.

C'est un muscle peu développé ; il se dirige obliquement du côté interne, suit la ligne médiane du premier métatarsien et se transforme en un tendon qui se fixe à la tête de la première phalange, à la face supérieure de cet os.

Fonction. Extension de la phalange du premier doigt.

Comparaison. Correspond à l'extenseur du premier doigt des urodèles qui naît du central.

Duges et Hoffmann ne le citent pas; c'est probablement la deuxième tête de l'extenseur superficiel de la première phalange que décrit Ecker.

82. Extenseur de la deuxième phalange (Pl. xviii, fig. 21, 22 et 23).

Astragalo sus-phalangien du deuxième doigt (183). Duges.
Extensor digiti II brevis (178). Ecker.
Tarsali tibiali phalanx prima digiti II (111). Hoffmann.

Muscle semblable au précédent, au bord externe duquel il naît; même description, mais relative au deuxième doigt.

Comparaison. Correspond à l'extenseur du deuxième doigt des urodèles où il naît du central.

83. Extenseur de la troisième phalange (Pl. xviii, fig. 21, 22, 23).

Astragalo sus-phalangien du medius (181). Duges.
Extensor digiti III brevis (180). Ecker.
Tarsali tibiali phalanx prima digiti III (111). Hoffmann.

Muscle semblable au précédent et se comportant de même, mais relatif au troisième doigt.

Comparaison. Je n'ai pas trouvé chez les urodèles un triple plan musculaire comme pour les anoures au troisième doigt.

84 *a*. Extenseur de la quatrième phalange (Pl. xviii, Fig. 21, 22 et 23).

Calcanéo sus-phalangien du quatrième doigt (179). Duges.
(Un des) *Extensores digiti IV breves* (182). Ecker.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti IV brevis (112). Hoffmann.

(*Bufo*, *Rana*.) Muscle assez large et plat qui naît de l'extrémité postérieure diaphysaire du calcanéum, au-dessous de l'insertion des extenseurs superficiels des trois premières phalanges (78, 79, 80) ; il suit la ligne médiane du quatrième métatarsien et vers l'extrémité postérieure de cet os se transforme en un tendon plat qui se fixe à la tête de la quatrième phalange, à la face supérieure de cet os.

(*Bombinator*). Il est soudé latéralement à l'extenseur de la quatrième phalanginette (84 *b*).

(*Discoglossus*). Il est nettement séparé de l'extenseur de la quatrième phalanginette et naît en-dessous de l'extenseur de la troisième phalange (83).

Fonction. Extenseur de la phalange du quatrième doigt.

Comparaison. Réuni au suivant, il correspond à l'extenseur du cinquième doigt des urodèles qui naît du fibulaire.

84 *b*. Extenseur de la quatrième phalanginette (Pl. XVIII, fig. 21, 22 et 23).

Sus-Calcanéo phalanginien du quatrième doigt (198). DUGES.
(Un des) *Extensores digiti IV breves* (182). ECKER.
Tarsali fibulari phalanx tertia digiti IV (113). HOFFMANN.

Ce muscle, situé au bord externe du précédent, forme un ruban plat et mince qui naît au bord externe du précédent (*Rana*, *Bufo*, *Bombinator*) de l'épiphyse du calcaneum. Il longe du côté externe l'extenseur de la quatrième phalange et, arrivé à l'extrémité postérieure du quatrième métatarsien, se transforme en un tendon qui suit le bord externe du doigt et va se fixer à la tête de la quatrième phalanginette, à la face supérieure de cet os.

(*Discoglossus*.) Très développé et écarté du muscle précédent.

Fonction. Extenseur de la phalanginette du quatrième doigt.

Comparaison. Voir le muscle précédent.
HOFFMANN prétend qu'il n'existe pas chez le *Bufo*.

85. Extenseur de la cinquième phalange (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Calcaneo sus-phalangien du digitule (180). DUGES.
Extensor digiti V brevis (184). ECKER.
Tarsali fibulari phalanx prima digiti V (114). HOFFMANN.

(*Rana, Bufo.*) C'est un muscle en forme de ruban mince et étroit qui naît à la face supérieure du calcanéum et sur la ligne médiane, un peu au-dessus du point d'insertion de l'extenseur superficiel de la première phalange (78). Il suit la ligne médiane du cinquième métatarsien et, vers le dernier tiers de cet os, se transforme en un tendon qui se fixe à la face supérieure de la tête de la cinquième phalange. Dans sa partie antérieure, il est plus ou moins confondu avec le déducteur du cinquième métatarsien (100).

Bombinator. Il est réduit à quelques fibres.

Discoglossus. Il n'existe pas.

Fonction. Extenseur de la phalange du cinquième doigt.

Comparaison. Correspond à l'extenseur du cinquième doigt des urodèles qui naît du fibulaire.

86. Adducteur antérieur du premier métatarsien (Pl. XVIII, fig. 21 et 23).

Ex tarso métatarsien du pouce (168). DUGES.
Astragalo ex métatarsien du pouce (167). DUGES.
Abductor brevis digiti I (176). ECKER.
Accessorio metatarsum primum (107). HOFFMANN.

Petit muscle situé à la face dorsale du pied sous l'extenseur superficiel de la première phalange (78), entre l'ergot et le premier métatarsien. Il a une double origine : le tarsalien d'une part et le métatarsien de l'ergot d'autre part. Ses fibres se réunissent en un muscle unique qui se fixe au bord interne du premier métatarsien, au premier tiers de la diaphyse de cet os.

Fonction. Sert d'intermétatarsien entre l'ergot et le premier doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les urodèles. Ecker et Hoffmann ne citent pas son origine tarsalienne.

87. Extenseur profond du premier doigt (Pl. xviii, fig. 21, 22 et 23).

Deux *Metatarso sus-phalangettiens du pouce* (218, 219). Duges.
Extensor brevis digiti I (175). Ecker.
Der zweite M. interosseus (187). Ecker.
Tarsali primo metatarsum primum (103). Hoffmann.
Metatarso I phalanx I digiti I (116). Hoffmann.

Ce muscle est formé de deux parties : une interne et l'autre externe bien distinctes et considérées en général comme deux muscles. Je les ai réunies comme celles des muscles correspondants des autres doigts, parce qu'elles sont représentées par un seul muscle chez les urodèles.

Branche interne (87′). Elle forme un petit muscle situé à la face supérieure du premier métatarsien sur le bord interne de cet os. Elle a une double origine : la plus grande partie de ses fibres naît de la diaphyse du premier métatarsien, l'autre du tarsalien de l'ergot à côté de l'insertion du muscle précédent. Ses fibres se réunissent en un seul faisceau qui, au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, se transforme en un tendon mince et plat qui suit le bord interne du premier doigt et va rejoindre à la face supérieure de la tête de la phalangette le tendon de la branche externe. Une branche latérale se détache du tendon et va rejoindre à la tête de la phalange le tendon des muscles extenseurs de cet os.

Ecker et Hoffmann font aller ce muscle de l'os naviculaire (tarsalien de l'Ergot) jusqu'au premier métatarsien.

Branche externe (87″).

Muscle semblable au précédent, mais situé au bord externe du premier doigt ; avec cette différence qu'il n'a d'insertion supérieure que sur le premier métatarsien.

Hoffmann lui donne comme insertion inférieure la première phalange.

Fonction. Extenseur de tout le doigt mais particulièrement de la phalangette.

Comparaison. Chez les urodèles on ne trouve pas d'extenseur profond naissant du premier tarsalien ; or, c'est aux muscles de cette nature que correspondent les extenseurs profonds des doigts des anoures. Ce muscle n'aurait donc point d'homologue chez les urodèles.

88. Extenseur profond du deuxième doigt (Pl. XVIII, fig. 21, 22 et 23).

Astragalo sus-phalangettien du second doigt (217). Duges.
Metatarso sus-phalangettien du second doigt (216). Duges.
Der dritte und der vierte M. interossei (188, 189). Ecker.
Metatarso I phalanx I digiti II (117). Hoffmann.
Metatarso II phalanx I digiti II (118). Hoffmann.

Comme précédemment, je considère ces deux muscles comme deux branches d'un seul muscle.

Branche interne (88′). Muscle fusiforme situé au bord interne du deuxième doigt. Il naît de l'angle externe de la tête du premier métatarsien, contracte certaines adhérences avec la face interne de la base du deuxième métatarsien et se transforme en un tendon qui se comporte comme celui du muscle correspondant du premier doigt.

Hoffmann fait terminer le tendon de ce muscle à la phalange basilaire du deuxième doigt (deuxième phalange A.P.), tandis qu'il se continue jusqu'à la phalangette.

Branche externe (88″). Muscle semblable à la branche interne, la seule différence c'est qu'il naît de la face supérieure de la diaphyse du deuxième métatarsien de la moitié interne de cet os ; son tendon se comporte comme celui de la branche interne.

Hoffmann lui donne comme insertion inférieure la phalange basilaire du deuxième doigt (deuxième phalange A.P.).

Fonction. Fléchisseur du deuxième doigt: la branche interne joue le rôle d'adducteur.

Comparaison. Correspond à l'extenseur profond du deuxième doigt des urodèles qui naît du deuxième tarsalien.

89. Extenseur profond du troisième doigt (Pl. XVIII, fig. 21, 22 et 23).

Deux *Metatarso sus-phalangettiens du medius* (214, 215). DUGES.
Der fünfte und der sechste M. interossei (190, 191). ECKER.
Metatarso II phalanx II digiti III (119). HOFFMANN.
Metatarso III phalanx II digiti III (120). HOFFMANN.

Comme les précédents, ce muscle est composé de deux parties.

Branche interne (89′). Description semblable à celle de la branche interne de l'extenseur profond du deuxième doigt, mais relative au troisième doigt pour le *Bufo*, la *Rana* et le *Discoglossus*. Chez le *Bombinator*, outre son insertion à l'angle externe de la tête du deuxième métatarsien, il y en a une deuxième, mais peu importante, sur la diaphyse du troisième métatarsien.

ECKER et HOFFMANN le font arrêter à la deuxième phalange du troisième doigt (troisième phalangine A.P.).

Branche externe (89″). Même description que pour la branche externe de l'extenseur profond du deuxième doigt, mais relative au troisième doigt.

ECKER et HOFFMANN le font arrêter à la deuxième phalange du troisième doigt (troisième phalangine A.P.). Le tendon de la branche interne et celui de la branche externe vont chacun à la troisième phalangette et au niveau de chaque articulation donnent une branche latérale à la tête du segment du doigt correspondant.

Fonction. Extenseur du troisième doigt; par sa branche interne, il est adducteur.

Comparaison. Correspond à l'extenseur profond du troisième doigt des urodèles, mais ce dernier sort du troisième métatarsien.

90. Extenseur profond du quatrième doigt (Pl. XVIII, fig. 21, 22 et 23).

(Un des trois) *Metatarso metatarsiens* (177). DUGES.
Deux *Metatarso sus-phalangettiens du quatrième doigt* (212, 213). DUGES.
Der siebente und der achte M. interossei (191, 192). ECKER.
Tarsali III et metatarso III phalanx III digiti IV (121). HOFFMANN.
Metatarso IV phalanx III digiti IV (122). HOFFMANN.

Comme les précédents, ce muscle se compose de deux parties :

Branche interne (90′) (*Bufo, Rana, Discoglossus*). Ce muscle fusiforme naît par un long tendon de l'épiphyse de l'astragale, près de sa réunion à celle du calcanéum, il suit le bord interne du quatrième métatarsien, contracte une légère adhérence avec la face interne de la base de cet os et se transforme en un tendon qui suit le bord interne du quatrième doigt et va se fixer à la phalangette. Comme les précédents, au niveau de chaque articulation il donne une branche latérale qui se fixe à la tête du segment du doigt correspondant.

(*Bombinator.*) Même description avec cette différence qu'une partie des fibres sort du bord diaphysaire interne du quatrième métatarsien.

ECKER lui donne une insertion charnue à la base du quatrième métatarsien ; or, c'est une simple adhérence de l'extrémité du muscle avec l'os ; de plus, il lui donne, comme insertion inférieure, la deuxième phalange du quatrième doigt (quatrième phalanginette A.P.).

HOFFMANN le fait naître du troisième tarsalien et du quatrième métatarsien ; en outre, il le fait arrêter inférieurement à la troisième phalange du quatrième doigt (quatrième phalangine A.P.).

Branche externe (90″). Tout à fait semblable à la branche externe du troisième doigt, le tendon inférieur se comporte comme celui de la branche interne. Il y a une exception pour la *Rana* où le muscle a une tête accessoire qui sort du bord interne du cinquième métatarsien, au sommet de la diaphyse, au-dessous de la naissance du quatrième intermétatarsien accessoire (71).

ECKER lui donne, comme insertion inférieure, la deuxième phalange du quatrième doigt (quatrième phalanginette A.P.).

Hoffmann l'arrête à la troisième phalange du quatrième doigt (quatrième phalangine A.P.).

Fonction. Extenseur du quatrième doigt ; la branche interne joue le rôle d'adducteur.

Comparaison. Correspond à l'extenseur profond du quatrième doigt des urodèles, mais je n'ai pu trouver la raison pour laquelle la branche interne se fixe à l'astragale ; le quatrième tarsalien faisant partie du calcanéum, la raison en est sans doute dans l'écartement des deux branches nécessité par le passage de l'extenseur de la quatrième phalange et celui de la quatrième phalanginette (84).

91. Extenseur profond du cinquième doigt (Pl. xviii, fig. 21, 22, 23).

(Deux) *Metatarso sus-phalangettiens du digitule* (210, 211). Duges.
Der neunte M. interosseus (192). Ecker.
Abductor digiti V brevis (185). Ecker.
Metatarso V phalanx II digiti V (123). Hoffmann.
Metatarso quinto phalanx II digiti V (115). Hoffmann.

Comme les précécents, ce muscle se compose de deux parties, une branche interne (91′) et une branche externe (91″) qui naissent vis-à-vis l'une de l'autre sur la face supérieure de la diaphyse du cinquième métatarsien. Les tendons qui en proviennent suivent l'un le bord droit, l'autre le bord gauche du cinquième doigt en donnant des branches latérales aux têtes des différents segments comme les muscles semblables des autres doigts.

Ecker et Hoffmann donnent comme insertion inférieure à la branche interne la deuxième phalange du cinquième doigt (cinquième phalangine A. P.). Il en est de même pour le tendon de la branche externe.

92. Rotateur inverse du pied (Pl. xviii, fig. 17, 21, 22 et 23).

Peroneo sus-Astragalien (161). Duges.
Ex tibio astragalien (155). Duges.
Flexor tarsi posterior (173). Ecker.

Flexor tarsi anterior (131). Ecker.
Cruro tarsale tibiale inferior (105). Hoffmann.
Cruro tarsale tibiale anterior (102). Hoffmann.

Ce muscle est constitué par une masse unique chez les urodèles, mais à cause de la grande longueur des os du tarse il forme ici deux muscles distincts.

La *partie* postérieure (92′) constitue un muscle triangulaire, volumineux, situé à la face supérieure du pied. Il sort avec l'extenseur commun des doigts (76) de la face externe de l'extrémité postérieure de l'os de la jambe, immédiatement au-dessus de l'épiphyse basilaire. Il contourne l'angle postéro-externe de l'os, suit le bord externe de la poulie articulaire tibiale et vient s'étaler en éventail pour se fixer à la face supérieure de l'astragale, sur la moitié inférieure de sa diaphyse.

Ce muscle est identique chez la *Rana* et le *Bufo*. La deuxième tête décrite chez le *Bufo* par Hoffmann, qui irait s'unir avec les deuxième et troisième tendons du *Tarsali-fibulari-phalanx prima digiti I. II. III* (Extenseurs superficiels des deuxième et troisième phalanges (79 et 80) A. P.) et avec le tendon du *Tarsali-fibulari phalanx prima digiti IV brevis* (Extenseur de la quatrième phalange (84) A. P.) est évidemment la partie interne de l'extenseur commun des doigts (76) qui manque chez la *Rana*.

La *partie antérieure* (92″) est beaucoup moins développée, elle est située à la face supérieure de la jambe. Son origine, cachée par les extenseurs tarsiens (93 et 94), se trouve au milieu de la diaphyse du côté fibulaire, au-dessous de l'insertion de l'extenseur primitif du tibia (95). Ses fibres se dirigent en convergeant vers le bord interne du pied et se fixent à la face antérieure de l'astragale sur le bord antérieur de la tête de cet os, du côté interne par rapport à l'insertion du long rotateur direct du pied (74).

Fonction. Ce muscle a pour but de faire tourner le pied autour de l'axe de la jambe dans le sens inverse.

Comparaison. Correspond plus ou moins au muscle de même nom des urodèles dont l'insertion inférieure se trouve au fibulaire et au premier métatarsien.

93. Extenseur tarsien interne (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).
94. Extenseur tarsien externe (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Pré-femoro astragalien (156). DUGES.
Pré-femoro calcanien (157). DUGES.
Tibialis anticus (130) ECKER.
Femoro tarsale tibiale et fibulare (103). HOFFMANN.

Ces deux muscles ont un tendon d'origine commun en partie caché par l'aponévrose d'insertion de l'extenseur superficiel du tibia (102-104) ; il sort de la face supérieure basilaire du fémur à son angle interne.

Ce tendon se continue jusqu'au milieu de l'os de la jambe et de ses deux faces se détachent à droite et à gauche de nombreuses fibres musculaires qui constituent les unes l'extenseur tarsien interne, les autres l'extenseur tarsien externe.

L'extenseur tarsien interne (93) fait converger ses fibres vers le bord interne du pied et, arrivé à l'extrémité postérieure de l'os de la jambe, il se continue par un tendon qui s'insère à l'angle interne de la tête de l'astragale à la face antérieure de cet os. L'extenseur tarsien externe (94) se comporte de même mais se dirige vers le bord externe du pied et son tendon s'attache à l'angle externe de la tête du calcaneum.

Fonction. Servent d'extenseurs au pied.

Comparaison. Correspondent aux muscles de même nom des urodèles, mais ont une autre fonction à cause du grand développement de l'extenseur superficiel du tibia chez les anoures. Chez ces derniers, les extenseurs tarsiens servent, au moment du saut, à redresser le fémur par rapport au tibia et, pendant la natation, à mettre le pied à angle droit avec la jambe après le coup de patte lancé en arrière pour obtenir la progression de l'animal.

95. Extenseur primitif du tibia (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Pre-femoro tibial (154). DUGES.
Extensor cruris brevis (129). ECKER.
Femoro cruralis lateralis (101). HOFFMANN.

Ce muscle est situé à la face supérieure de la jambe, au bord interne du muscle précédent qui le recouvre en partie. Son tendon d'origine, assez long, sort de la face antérieure de la partie basilaire du fémur au-dessous de l'insertion du muscle précédent, il est recouvert par l'aponévrose d'insertion de l'extenseur superficiel du tibia (102-104). Le muscle grossit rapidement et se fixe à la face supérieure de l'os de la jambe où son insertion de forme losangique recouvre la partie moyenne de la diaphyse de cet os. Un des côtés du losange suit le bord tibial, et le côté parallèle suit le bord fibulaire de l'os de la jambe.

Fonction. Sert à mettre le fémur dans le prolongement de l'os de la jambe, son insertion mobile semblant être plutôt le fémur.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles.

96. Extenseur primitif du fibula (Pl. XVIII, fig. 21 et 22).

Genio peroneo calcanien (158). DUGES.
Peroneus (132). ECKER.
Femoro cruralis et tarsale fibulare (104). HOFFMANN.

Ce muscle situé à la face supérieure de l'os de la jambe est en partie recouvert du côté interne par l'extenseur tarsien externe. (94). Son tendon d'origine, assez long, naît de la face supérieure basilaire du fémur sur la ligne médiane ; le muscle fusiforme qui en provient se termine par un double tendon : l'un se fixe à la face externe de l'extrémité inférieure de l'os de la jambe, l'autre à l'angle externe de la tête du calcaneum. Chez le *Bombinator* et le *Discoglossus* l'insertion sur l'os de la jambe est très faible.

Fonction. Comme les extenseurs tarsiens, il redresse le fémur dans le saut, et tend à ramener le pied à angle droit avec l'os de la jambe pendant la natation.

Comparaison. Il correspond sans doute au muscle de même nom des urodèles, mais ici sa principale insertion postérieure est au tarse et non au fibula. Remarquons que pour ce muscle l'insertion

mobile est le fémur, et que c'est l'insertion mobile qui est toujours la plus constante comme position.

Ce muscle est identique chez la *Rana* et le *Bufo*, quoi qu'en dise Hoffmann.

100. Déducteur du cinquième métatarsien (Pl. xviii, fig. 21 et 22).

Calcanéo sus-métatarsien du digitule (165). Duges.
Extensor digiti V longus (183). Ecker.
Tarsali fibulari metatarsum V (110). Hoffmann.

Muscle volumineux dont la large insertion triangulaire recouvre sur la face supérieure la plus grande partie de la diaphyse du calcanéum. Ses fibres convergent vers le bord externe du pied et se fixent à l'extrémité antérieure de la diaphyse du cinquième métatarsien, à côté de l'origine de l'extenseur profond du cinquième doigt (91).

Fonction. Déduction du cinquième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles.

102-104. Extenseur superficiel du tibia.

Pelvi femoro rotulien (145, 146, 147). Duges.
Triceps femoris s. extensor cruris communis (111, 112, 113). Ecker.
Ileo cruralis triceps (85). Hoffmann.

Ce muscle est constitué par trois têtes, que je vais successivement décrire.

102. Tête externe inférieure (Pl. xix, fig. 24 et 25).

Tête sus-ilio rotulienne (147). Duges.
Vastus externus (112). Ecker.
Caput externum (85). Hoffmann.

Son origine tendineuse se trouve sur l'épine iliaque, les fibres qui en proviennent forment un muscle volumineux situé à la face

externe de la cuisse immédiatement sous la peau. Ce muscle, très épais en son milieu, diminue rapidement de volume et se termine à l'extrémité postérieure de la diaphyse fémorale par un tendon commun aux deux autres têtes. Son bord interne se soude aux autres têtes dans la moitié inférieure du muscle.

103. Tête externe supérieure (Pl. XIX, fig. 25. Pl. XX, fig. 30, 31, 32, 34).

Tête sous-ilio rotulienne (145). DUGES.
Rectus femoris anticus (111). ECKER.
Caput longum (85). HOFFMANN.

Cette tête est très peu développée, elle sort de la face inférieure de la branche sacrée de l'ilion à la hauteur de son dernier quart. Elle se renfle assez rapidement et se continue par une large aponévrose qui vient recouvrir les deux autres têtes. Pourtant il y a soudure de son bord externe avec le bord interne de la tête précédente à son extrémité postérieure.

104. Tête interne (Pl. XX, fig. 30, 31, 32 et 34).

Tête femoro rotulienne (146). DUGÈS.
Vastus internus (113). ECKER.
Caput internum (85). HOFFMANN.

Elle forme un muscle volumineux superficiel, situé à la face interne de la cuisse ; son origine est profonde, c'est un large tendon qui sort des bords de la cavité cotyloïde au point de réunion de l'ilion et du pubis, mais son origine est surtout iliaque. Ce tendon se soude assez intimement avec la capsule articulaire. Le muscle se renfle rapidement puis diminue de volume et, arrivé à l'extrémité postérieure de la diaphyse du fémur, se continue par un large tendon commun aux autres têtes. Ce tendon commun passe par dessus la base du fémur et la tête de l'os de la jambe et vient s'insérer largement sur la tubérosité tibiale de l'os de la jambe : il se fixe également un peu à la tubérosité fibulaire de l'autre côté de la gouttière

où sont logés les tendons d'origine des extenseurs tarsiens 93 et 94) et de l'extenseur primitif du fibula (96) et du tibia (95).

Fonction. Sert à l'extension de la jambe.

Comparaison. Les deux têtes externes (102 et 103) correspondent aux têtes de même nom des urodèles, mais ici elles sont plus écartées, par suite de la modification profonde de l'ilion.

106. Adducteur antérieur du tibia (Pl. xx, fig. 30, 31 et 34).

Sous-ilio tibial (150). Duges.
Sartorius (116). Ecker.
Ileo cruralis (88). Hoffmann.

C'est un muscle superficiel situé au milieu de la face interne de la cuisse, qui se comporte très différemment suivant les anoures.

Bombinator. A la face interne de la cuisse on trouve une lame aponévrotique qui part du bord antérieur du pubis et qui suit l'insertion postérieure des muscles abdominaux ; c'est de la partie de cette aponévrose voisine du pubis, que se détache l'adducteur antérieur du tibia, qui reste tendineux à peu près jusqu'au milieu de la cuisse. Il a la forme d'un ruban plat qui, arrivé au genou, se transforme en un tendon triangulaire dont les deux bords libres épaissis forment une double pointe. La branche transversale va se fixer à l'angle supéro-interne de la tête de l'os de la jambe ; l'autre branche descend le long de la face interne de la diaphyse tibiale sur le quart de la longueur de l'os de la jambe. Le bord inférieur du muscle est soudé à la tête supérieure non individualisée de l'adducteur moyen du tibia (107).

Discoglossus. (Pl. xx. fig. 34). Même description avec quelques différences. La partie tendineuse est moins développée, le muscle est plus large et s'unit latéralement non seulement à la tête supérieure, ici beaucoup mieux individualisée, mais encore au tendon de l'adducteur moyen du tibia (107).

Bufo. Le muscle, qui est assez étroit, naît par un court tendon du bord inférieur du pubis, près de la branche articulaire de l'ilion. Il

ne contracte latéralement aucune adhérence avec l'adducteur moyen du tibia (107).

Rana. Ce muscle est séparé de l'adducteur moyen du tibia par l'adducteur postérieur (108) et il a une insertion propre au tibia, tandis que chez les trois autres anoures son tendon postérieur se confond avec celui de l'adducteur moyen du tibia.

Fonction. Adducteur de la jambe, il peut servir de fléchisseur en combinant son action avec celle du déducteur du fibula (113).

Comparaison. Correspond à la partie supérieure de l'adducteur du tibia des urodèles.

Hoffmann le fait naître de la symphyse des os iliaques ; pour le reste sa description est celle du *Bufo*.

107. Adducteur moyen du tibia (Pl. xix, fig. 24. Pl. xx, fig. 30, 31, 32 et 34).

Bi-ischio tibial (153). Duges.
Semitendinosus (123). Ecker.
Bi-ischio cruralis (Semitendinosus) (94). Hoffmann.

Ce muscle est formé de deux têtes, la tête supérieure et la tête inférieure. Ce muscle étant le mieux individualisé chez le *Bufo* et la *Rana*, c'est par ces anoures que je vais commencer ma description. Ce muscle est situé à la face interne de la cuisse en partie caché par l'adducteur postérieur du tibia (108) chez le *Bufo*, complètement recouvert par ce muscle chez la *Rana*. La tête inférieure sort par un court tendon du bord de l'ischion au milieu à peu près de son bord circulaire, en dessous de l'origine de l'adducteur postérieur du tibia (108). Ses fibres se transforment en convergeant au milieu de la cuisse en un tendon rond où viennent se fixer latéralement les fibres de la tête supérieure. Celle-ci forme un muscle fusiforme dont le tendon d'origine vient de l'ischion, mais plus près du pubis. Ce tendon, qui est assez long, est enfoui au milieu des fibres superficielles du long fléchisseur du fémur (110).

Le tendon commun de l'adducteur moyen du tibia arrivé au genou s'étale en une lame triangulaire, dont les deux bords libres épaissis

forment deux tendons plats. Le tendon horizontal va se fixer à l'angle supéro-interne de la tête tibiale de la jambe au même point que le tendon correspondant de l'adducteur antérieur du tibia (106). L'autre tendon descend le long de la face interne de la diaphyse tibiale sur le premier quart de la longueur de cet os. Chez le *Bufo*, cette dernière branche se soude au tendon de l'adducteur antérieur du tibia (106).

Discoglossus (Pl. xx, fig. 34). La tête supérieure est absolument superficielle et n'est que le bord inférieur plus ou moins individualisé de l'adducteur antérieur du tibia. La tête inférieure est également superficielle et n'est pas recouverte par l'adducteur postérieur du tibia (108). L'insertion inférieure se confond avec celle de l'adducteur antérieur du tibia (106).

Bombinator. Même description que pour le Discoglossus mais la tête supérieure est absolument confondue avec le bord inférieur de l'adducteur antérieur du tibia (106). Ainsi en suivant ce muscle chez les anoures dans l'ordre suivant : *Bombinator*, *Discoglossus*, *Bufo*, *Rana*, on voit un double phénomène : 1° l'individualisation progressive de la tête supérieure aux dépens de l'adducteur antérieur ; 2° la pénétration du muscle dans la profondeur de la cuisse, sa tête supérieure s'enfonçant dans le long fléchisseur du fémur (110) et sa tête inférieure passant peu à peu sous l'origine de l'adducteur postérieur du tibia, qui finit par recouvrir tout le muscle chez la *Rana*.

Fonction. Sert d'adducteur pour le membre postérieur et de fléchisseur pour le tibia.

Comparaison. C'est une partie individualisée de l'adducteur du tibia des urodèles (106-107).

108. Adducteur postérieur du tibia (Pl. xix, fig. 24 et 25. Pl. xx, fig. 30, 31 et 34).

Post ischio tibial profond (152). Duges.
Rectus internus major (117). Ecker.
Pubo cruralis (89). Hoffmann.

C'est un muscle assez volumineux situé à la face postérieure de

la cuisse et presque complètement caché par le muscle suivant. Son insertion charnue se trouve au bord postérieur et à peu près au milieu de la longueur de l'ischion. Ses fibres convergent peu à peu vers un tendon rond, qui suit la face profonde du muscle et qui, au niveau du genou, devient plus large et se termine à l'angle supéro-interne de la tête du tibia au point où se terminent les branches horizontales des tendons des autres adducteurs du tibia (106-108).

Chez la *Rana*, il y a une légère différence, le muscle est beaucoup plus développé et une branche du tendon passe entre le tendon de l'adducteur moyen du tibia (107) et l'adducteur antérieur (106), séparant ainsi complètement ces deux muscles l'un de l'autre.

Fonction. Adducteur du membre postérieur.

Comparaison. Correspond à une partie individualisée de l'adducteur du tibia (106-108) des urodèles. Ce dernier muscle tend en effet chez les anoures à prendre des insertions sciatiques. L'étude des sauriens confirme cette manière de voir.

109. Cutaneo adducteur du tibia (Pl. XIX, fig. 25. Pl. XX, fig. 30, 31 et 34).

Post ischio tibial superficiel (151). DUGES.
Rectus internus minor (118). ECKER.
Cutanéo cruralis (90). HOFFMANN.

Ce muscle, qui recouvre presque le précédent, provient en partie d'une lame tendineuse fixée au bord inférieur de l'ischion et aux muscles de l'anus, et en partie de la peau de cette région de la cuisse. Ses fibres finissent par former un ruban d'une certaine épaisseur, qui, arrivé au pli du genou, se continue par un tendon qui s'unit à celui de l'adducteur postérieur du tibia (108) sous-jacent.

Fonction. Sert surtout comme muscle peaussier, et un peu comme adducteur.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les urodèles.

110. Long fléchisseur du fémur (Pl. XIX, fig. 24. Pl. XX, fig. 30, 31, 32, 34).

Sous-ischio pubi femoral (142, 143). DUGES.
Adductor magnus (120). ECKER.
Pubo ischio femoralis medialis (pectineus). (92). HOFFMANN.

C'est le muscle le plus volumineux de la face inférieure de la cuisse. Il est en partie caché par les adducteurs du tibia. Son insertion, qui est charnue, se trouve au bord inférieur de l'ischion; elle s'étend du pubis qu'elle recouvre un peu jusqu'à la moitié de la longueur du bord de l'ischion. C'est au milieu de cette insertion que part la tête supérieure de l'adducteur moyen du tibia; quelques fibres, mais en très petit nombre, se détachent du tendon de la tête de l'adducteur, et encore ceci n'a lieu que chez la *Rana* et le *Bufo* parmi les anoures que j'ai étudiés. Les fibres musculaires s'insèrent largement à la moitié inférieure de la diaphyse fémorale; les fibres les plus externes contournent même l'extrémité du fémur et vont se fixer à sa face externe et en partie à sa face supérieure.

Fonction. La partie la plus interne sert uniquement à la flexion de la jambe, tandis que la partie la plus externe produit une rotation du fémur, qui pendant la natation tend à amener parallèles les faces plantaires des deux pieds.

Comparaison. C'est un muscle dont la fonction a complètement modifié l'insertion inférieure. Il correspond en effet au fléchisseur du tibia chez les urodèles.

Chez les anoures, le rôle du muscle était de ramener vivement en arrière le membre postérieur, son action était beaucoup plus énergique, s'il était fixé à l'extrémité postérieure du fémur plutôt qu'à l'extrémité supérieure du tibia. Il a donc pris une insertion sur le fémur, devant lequel il passe sans se fixer chez les urodèles.

ECKER et HOFFMANN le font naître de la symphyse des pubis et des ischions, et indiquent une forte tête qui naîtraît chez la *Rana* du tendon de la tête supérieure de l'adducteur moyen du tibia (107). HOFFMANN ajoute qu'elle manque chez le *Bufo*.

113. Déducteur du fibula (Pl. XIX, fig. 24 et 25).

Ilio peronien (149). DUGES.
Ileo fibularis s. biceps (114). ECKER.
Ileo femoralis et cruralis (biceps) (86). HOFFMANN.

C'est un muscle superficiel mince et étroit situé à la face externe de la cuisse, entre la tête externe inférieure de l'extenseur superficiel du tibia (102) et le fléchisseur de la jambe (115). Son tendon d'origine naît du bord de l'ilion en arrière de l'épine iliaque. Arrivé au niveau du genou le muscle se transforme en un tendon qui passe entre les deux tendons d'insertion du fléchisseur commun des doigts (9.*c.*) et se fixe à la face externe de la tête du fibula. Une lame aponévrotique relie le tendon à la portion voisine de la base du fémur.

Fonction. Sert de déducteur pour le membre postérieur, et de fléchisseur pour la jambe quand son action s'ajoute à celle des adducteurs du tibia.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom chez les urodèles.

Ecker et Hoffmann décrivent une deuxième tête qui se fixerait à la face inférieure du fémur. J'avoue n'avoir jamais trouvé cette deuxième tête ; il y a bien, répondant à cette description, un muscle que je cite plus loin : sous le nom de déducteur du fémur (120) et qu'Ecker et Hoffmann décrivent à part sous divers noms, peut-être ces deux auteurs ont-ils donné deux noms différents au même muscle ? Klein et Kloetzke ne signalent qu'un seul ventre.

115. Fléchisseur de la jambe (Pl. xvii, fig. 16. Pl. xviii, fig. 17. Pl. xix, fig. 24, 25. Pl. xx, fig. 32).

Sus-ischio poplité (148). Duges.
Semimembranosus (115). Ecker.
Ischio cruralis (Semimenbranosus) (87). Hoffmann.

C'est un muscle superficiel volumineux situé à la face externe de la cuisse. Son insertion charnue se trouve à la partie dorsale du bord libre de l'ischion et s'étend sur la moitié de sa longueur depuis l'ilion jusqu'à l'insertion de l'adducteur postérieur du tibia (108) dont il longe le bord externe. Il se dirige obliquement et à la face inférieure de la base du fémur il donne naissance à un tendon à deux pointes. L'une se fixe à la face inférieure de la tête de l'os de la jambe entre les deux condyles, l'autre passe entre le fémur et l'os de la jambe et se fixe au ménisque interarticulaire. Une forte lame aponévrotique fixe l'extrémité postérieure du muscle à la face interne de la base du fémur.

Fonction. Sert à la flexion de la jambe, mais nous venons de voir qu'il est relié soit à l'articulation du genou, soit au fémur, de façon à en faire un fléchisseur de la cuisse. Nous avons vu que pour le long fléchisseur du fémur (110) la modification avait été poussée plus loin.

Comparaison. Correspond au fléchisseur externe de la jambe des urodèles, qui a contracté ici des adhérences avec les os au voisinage de l'articulation du genou. Nous verrons d'ailleurs un fait analogue chez les sauriens.

116. Coccy-fémoral (Pl. XIX, fig. 24, 25 et 26).

Coccy femoral (136). DUGES.
Pyriformis (110). ECKER.
Coccygo femoralis (pyriformis) (84). HOFFMANN.

Petit muscle en forme de ruban situé à la partie dorsale de l'animal. Il sort de l'extrémité postérieure du coccyx, pénètre entre la tête externe inférieure de l'extenseur superficiel du tibia (102) le fléchisseur de la jambe (115) et s'insère à la face externe de et l'extrémité antérieure de la crête fémorale. Cette insertion est cachée par le bord du long fléchisseur du fémur (110).

Fonction. C'est un adducteur de la cuisse lorsque le nombre postérieur est situé en arrière du corps pendant la natation, mais il produit en même temps un mouvement de rotation dans le sens direct. Ses faibles dimensions prouvent son peu d'importance.

Comparaison. Correspond, par son insertion inférieure et par ses rapports avec les autres muscles, au déducteur caudal supérieur de la cuisse des urodèles. Mais ici sa fonction a changé par suite du déplacement de l'extrémité supérieure, résultant de la disparition de la queue.

117. Adducteur du fémur (Pl. XX, fig. 30, 31, 32 et 34.)

Sous-ilio femoral (141). DUGES.
Adductor longus (119). ECKER.
Sub ileo femoralis (Adductor longus) (91). HOFFMANN.

Ce muscle a la forme d'un ruban plat et mince situé à la face interne de la cuisse, entre la tête interne de l'extenseur superficiel du tibia (104) et l'adducteur antérieur du tibia (106). Il a une origine charnue au bord inférieur de la branche articulaire de l'ilion, qui s'étend un peu sur le bord du pubis. Le muscle se dirige vers l'extrémité postérieure du fémur, mais son insertion inférieure varie un peu suivant les anoures.

Chez le *Bombinator*, il se fixe directement à la face interne de la diaphyse du fémur, à l'extrémité du troisième quart de l'os.

Chez le *Bufo* et le *Discoglossus* il se jette à angle aigu dans le long fléchisseur du fémur (110), à ce même niveau. Chez la *Rana*, la réunion des deux muscles n'a lieu qu'au voisinage de la base du fémur.

Fonction. Adducteur du fémur.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles, mais ici l'origine a été reportée un peu en avant et ne se trouve plus que très peu sur le pubis.

119. Fléchisseur du fémur (Pl. XIX, fig. 24 et 26. Pl. XX, fig. 30, 31, 32 et 33).

Sous-pubio femoral (144). DUGES.
Ischio femoral (138). DUGES.
Adductor brevis (121). ECKER.
Pectineus (122). ECKER.
Pubo ischio femoralis profundus anterior et posterior (Adductor magnus) (95). HOFFMANN.
Ischio femoralis profundus (Quadratus femoris) (97). HOFFMANN.

C'est un muscle court, épais, triangulaire, situé profondément et caché par la plupart des muscles moteurs de la jambe et de la cuisse. On peut évidemment le considérer comme formé de plusieurs parties au point de vue physiologique, mais rien ne permet des divisions précises au point de vue anatomique. Son origine musculaire s'étend sur le bord inférieur de la branche articulaire de l'ilion, puis sur le pubis et sur l'ischion de façon à décrire les trois quarts d'une circonférence. Ses fibres vont se fixer en convergeant vers la crête fémorale, à la face interne de laquelle elles s'unissent soit

directement, soit à l'aide d'un tendon destiné surtout aux fibres les plus éloignées venant de la partie dorsale du bassin.

Fonction. Sert de fléchisseur au fémur, sa très grande insertion supérieure a sans doute pour but de lui permettre la flexion du fémur quelle que soit la position du membre postérieur (marche ou natation). Si une seule de ses parties se contracte, elle peut jouer le rôle d'adducteur ou de déducteur. Les différents auteurs ont généralement décrit à part les fibres venant de la partie dorsale du bassin et jouant surtout le rôle de déducteur.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles.

120. Déducteur du fémur (Pl. XIX, fig. 24 et 26).

Post ilio femoral (137). DUGES.
Quadratus femoris (125). ECKER.
Ileo femoralis posterior profundus (96). HOFFMANN.

C'est un petit muscle plat et triangulaire situé sous le déducteur du fibula (113). Il s'insère d'ailleurs sur le tendon de ce dernier muscle et ses fibres vont se fixer, en s'étalant, à l'extrémité antérieure de la face externe de la crête fémorale. Cette insertion est en partie recouverte par celle du coccy-fémoral (116).

Fonction. Déducteur du fémur.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais ici il ne peut évidemment pas y avoir d'insertion à la face supérieure de l'ischion.

121. Extenseur du fémur (Pl. XIX, fig. 26. Pl. XX, fig. 30 et 33).

Intra ilio femoral (140). DUGES.
Ileo psoas (124). ECKER.
Ileo femoralis anterior profundus (95). HOFFMANN.

Ce muscle a la forme d'un ruban peu épais mais large, situé à la

face supérieure de la cuisse. Son origine se trouve à la face inférieure de l'extrémité postérieure de la branche sacrée de l'ilion à son point de jonction avec la branche articulaire. Il passe entre la tête externe inférieure (102) et la tête interne (104) de l'extenseur superficiel du tibia, descend sur la face externe du fémur, passe le long du déducteur du fémur (120) et se termine en partie à la face externe de la crête fémorale, en partie aux portions voisines de l'os.

Fonction. Extenseur du fémur lorsque la cuisse est horizontale dans la position de natation.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles, mais l'origine s'est trouvée déplacée. La face dorsale du bassin a disparu chez les anoures et l'ilion ayant poussé une longue branche en avant, c'est à la face inférieure de cet os que le muscle est venu se fixer.

122. Rotateur direct du fémur (Pl. XIX, fig. 24, 25, 26, 27. Pl. XX, fig. 30, 31).

Ex ilio trochantérien (135). DUGES.
Glutœus (109). ECKER.
Ileo femoralis anterior sublimis (Iliacus) (83). HOFFMANN.

(*Rana, Bufo.*) Ce muscle, dont la plus grande partie est superficielle, sort de la face supérieure et externe de la branche sacrée de l'ilion dont il recouvre la moitié postérieure. Il passe entre les deux têtes externes (102 et 103) de l'extenseur superficiel du tibia, puis entre la face externe du fémur et le déducteur du fémur (120) et se continue par un tendon qui se fixe à une petite tubérosité située à l'angle inféro-externe de la tête du fémur.

Fonction. Produit la rotation de la tête du fémur et par suite de l'os.

Comparaison. Il n'y a pas chez les sauriens de muscle homologue.

(*Bombinator* et *Discoglossus*, Pl. XX, fig. 34.) Outre le muscle précédent, on trouve à son bord externe une bande musculaire assez large, qui naît de la face externe de la branche sacrée de l'ilion,

accompagne le muscle précédent, dont il est très difficile de le séparer chez le *Bombinator*, et s'insère sur le premier quart de la diaphyse fémorale à sa face externe, immédiatement au-dessus de l'insertion du déducteur du fémur (120). Les différents auteurs n'en font pas mention.

124. Rotateur inverse du fémur (Pl. XIX, fig. 24, 25, 26, 27. Pl. XX, fig. 30).

Ischio pubi femoral (139). DUGES.
Obturatorius (126). ECKER.
Ileo ischio pubo femoralis (98). HOFFMANN.

Ce muscle, situé le plus profondément de tous les muscles moteurs du fémur, est l'antagoniste du précédent. Son insertion a lieu sur toute la longueur du bassin (sauf la branche sacrée de l'ilion) ; elle s'étend sur la branche articulaire de l'ilion à partir de sa jonction avec la branche sacrée, sur le pubis, l'ischion et une petite région de la partie dorsale de la branche articulaire de l'ilion décrivant ainsi une circonférence presque complète. Cette insertion, bien que plus développée, suit le bord central de celle du fléchisseur du fémur (119). Ses fibres se dirigent en convergeant vers la face dorsale du bassin s'unissant peu à peu à un tendon qui contourne l'angle infero-externe de la tête du fémur et se fixe un peu au-dessus, tout contre la cavité cotyloïde.

Fonction. Ce muscle ajoute son action au précédent pour orienter la cuisse et par conséquent le membre inférieur, suivant que l'animal veut monter, descendre ou nager horizontalement.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais tandis que chez ces derniers l'origine du muscle a lieu simplement à l'épine pubienne, elle est beaucoup plus développée chez les anoures où le muscle a un rôle beaucoup plus important à jouer

REMARQUES ET CONCLUSIONS RELATIVES AUX ANOURES.

La description des muscles montre que les différents anoures présentent un type unique pour le membre postérieur. Les modifications,

que j'ai signalées, sont de deux sortes : les unes portent sur la présence ou l'absence de certains muscles, les autres sur des changements survenus dans la forme ou les insertions de certains muscles, quand on passe d'un anoure à un autre.

Dans le premier groupe, on peut citer la branche externe du fléchisseur de la troisième phalange (32), les fléchisseurs profonds des deuxième, troisième et cinquième phalanges (43, 44, 46), et l'adducteur accessoire du cinquième métatarsien (47). Ces muscles existent généralement chez le *Discoglossus* et le *Bombinator* et manquent chez le *Bufo* et la *Rana*. Sauf l'adducteur accessoire du cinquième métatarsien, tous les autres existent chez les urodèles, ils sont donc simplement en voie de disparition chez les anoures. Dans le même ordre d'idées, on peut encore nommer le faisceau qui se détache du fléchisseur de la cinquième phalange (34) et qui se rend au cinquième métatarsien, chez le *Bombinator*.

Les muscles à citer dans le second groupe sont assez peu nombreux.

L'extenseur commun des doigts (76) présente un nombre de branches très variables ; la comparaison de ce muscle avec celui des urodèles nous explique ce phénomène : on est en présence d'un muscle en voie de disparition et qui ne joue plus aucun rôle.

La division de l'adducteur du tibia, l'individualisation et la pénétration dans la profondeur de l'adducteur moyen (107) nous montrent les transformations successives d'un muscle depuis le *Bombinator* jusqu'à la *Rana* où il est le plus éloigné du type urodèle.

Toutes les modifications nous montrent ce fait, c'est que le *Bombinator* est l'anoure le plus voisin des urodèles et que, par ordre d'éloignement, on a le *Discoglossus*, le *Bufo* et la *Rana*.

Je ne m'arrêterai pas à la présence d'une origine métatarsienne pour les extenseurs profonds internes du troisième et du quatrième doigt chez le *Bombinator*. C'est un fait très fréquent en myologie et qui a d'ailleurs été signalé par Sabatier. Un muscle, qui passe sur un os, contracte des adhérences avec le périoste et souvent même a portion comprise entre les deux insertions d'origine vient à disparaître : c'est une insertion acquise.

Les deux seules modifications, pour lesquelles je n'ai pas trouvé d'explications plausibles, sont d'une part la présence de fibres supplémentaires au rotateur direct du fémur (122) chez le *Bombinator*

et le *Discoglossus*, et d'autre part, chez ce dernier anoure, le transport du côté interne de l'origine de l'extenseur de la quatrième phalange (84 *a*).

On voit le peu d'importance de ces modifications.

Si on compare le type anoure avec le type urodèle, on constate, à côté de nombreuses ressemblances, un grand nombre de différences qui témoignent que, contrairement à l'opinion de Sabatier, les muscles peuvent changer d'os leurs insertions. Il est vrai, et c'est surtout ce que cet auteur a voulu faire remarquer, que ces changements ont toujours leurs raisons d'être.

Les ressemblances portent surtout sur la présence de muscles primitifs, déjà moins nombreux ici que chez les urodèles et qui disparaîtront plus tard dans les vertébrés supérieurs. Ainsi le fléchisseur primitif du fibula (114) a disparu. Ici, comme chez les urodèles, l'aponévrose plantaire, qui se divise en un certain nombre de tendons allant aux phalangettes, est superficielle.

Mais à côté de ses ressemblances, il existe de nombreuses différences, si bien qu'à certains points de vue la musculature des sauriens se rapproche plus du type urodèle que celle des batraciens.

Le pied, qui est devenu une rame, a acquis de grandes dimensions manifestées par l'allongement du tarse, et par la présence de segments supplémentaires aux doigts, et d'un doigt surnuméraire. La conséquence est la présence de muscles correspondants aux nouveaux segments et le fractionnement en deux moitiés de certains muscles, tels que le rotateur direct du pied (73) ou le rotateur inverse du pied (92). L'origine de l'extenseur commun des doigts (76) a suivi la seconde moitié du rotateur inverse du pied et s'est insérée avec elle à la base du fibula.

Les fléchisseurs primitifs des métatarsiens (53, 54, 55, 56, 57) ont été profondément modifiés, les moitiés internes ont disparu sauf pour le premier doigt, et les moitiés externes ont eu leurs insertions d'origine reportées du côté fibulaire du pied.

A la face supérieure du pied, les phalanges et la phalanginette ont des extenseurs propres, ce qui a amené la division en deux des extenseurs profonds des doigts (87, 88, 89, 90, 91) qui prennent leurs insertions d'origine, soit sur les métatarsiens correspondants, soit sur les métatarsiens voisins ou même sur l'astragale (90). Cette diversité

d'origine montre que ce sont des insertions acquises nécessitées par le changement de forme du pied. Comme je l'ai dit plus haut, le muscle s'est fixé à l'os, sur lequel il passait autrefois, sans contracter d'adhérences.

Ces insertions acquises sont fréquentes dans les muscles de la cuisse, les fléchisseurs rapprochent leurs insertions de la tête de l'os de la jambe ou même, comme le long fléchisseur du fémur (110), ne s'attachent plus qu'au fémur.

Outre un plus grand développement de l'extenseur (102-104) et de l'adducteur du tibia (106-108), je signalerai des changements d'insertions tenant à la modification profonde du bassin. La face dorsale ayant disparu de nombreux muscles, tels que le déducteur du fémur (120) et l'extenseur du fémur (121) qui s'y inséraient, sont venus se fixer à l'ilion, qui projetait une grande branche en avant. A ce propos, je ferai remarquer que c'est l'épine iliaque des anoures qui correspond à la branche horizontale de l'ilion des urodèles où se fixent les muscles (102 et 113).

Je signalerai également les très grandes insertions supérieures du fléchisseur du fémur (119) et du rotateur inverse du fémur (124) qui résultent de la nécessité pour l'animal de faire contracter utilement ces muscles, quelle que soit la position prise par la cuisse pendant la natation.

La disposition des muscles ne permet pas plus ici que chez les urodèles d'accepter les dispositions des rayons osseux admises par Gegenbaur ou Wiedersheim et pour les mêmes raisons.

Toute la musculature montre, en outre, que le cinquième doigt des anoures est bien l'homologue du cinquième doigt des urodèles, et qu'il en est de même pour les quatre doigts situés du côté interne de celui-ci : l'ergot provient d'un sixième rayon osseux.

On constate également que la distinction, établie entre phalanges, phalangines et phalangettes, est confirmée et que, de plus, la présence d'un extenseur propre distingue la phalanginette de la phalangine du quatrième doigt. Duges appelle phalanginette ma phalangine et réciproquement.

*
* *

SAURIENS.

Mes recherches ont porté sur les sauriens suivants :

Uromastix spinipes Merr., 6 exemplaires.
Gongylus ocellatus Wagl., 3 exemplaires.
Lacerta viridis Daud., 4 exemplaires.
Lacerta ocellata Daud., 1 exemplaire.
Varanus arenarius Dum. et Bib., 3 exemplaires.

Après la description de chaque muscle, il m'a paru inutile de citer et de discuter celle de tous les auteurs qui ont étudié, en totalité ou en partie, la musculature du membre postérieur. Je n'ai pas disséqué, en effet, les mêmes espèces qu'eux et les différences signalées pourraient réellement exister ; de plus, beaucoup d'entre eux donnent des descriptions très succinctes, particulièrement pour les muscles de la jambe et du pied, suivies de figures très incomplètes, ou souvent même sans figures. Dans ces conditions, on est souvent très incertain sur l'identité du muscle décrit.

Je citerai donc, lorsqu'elles présenteront quelques différences, les descriptions de Furbringer, de Gadow et d'Hoffmann. J'ai choisi les deux premiers parce que leurs travaux sont très supérieurs à ceux des autres anatomistes et qu'ils sont accompagnés de nombreuses planches. Gadow, en particulier, a disséqué 27 exemplaires différents se rapportant à 14 espèces de sauriens, et parmi ceux-ci on trouve 14 exemplaires de lézards. La comparaison sera donc facile entre son travail et le mien puisque j'ai disséqué, moi-même, de nombreux lézards, et que le *Varanus* appartient au groupe des Monitoridœ qu'il étudie spécialement au point de vue du pied ; j'ajouterai que le *Phrynosoma* est voisin de l'*Uromastix* et le *Cyclodus* du *Gongylus* étudiés par moi.

J'ai disséqué le *Gongylus* comme Furbringer, mais le peu de clarté de ses figures pour le bassin et le pied m'a laissé quelquefois des doutes au sujet de l'interprétation de certaines descriptions.

Quant à Hoffmann, je le cite pour les mêmes raisons que pour les ordres précédents.

Je n'ai trouvé aucun travail sur le membre postérieur de l'*Uromastix* et du *Varanus*.

SQUELETTE.

La forme et la disposition des os présente une grande uniformité ; seul le bassin de l'*Uromastix* a une forme un peu particulière qui se rapproche de celle des urodèles.

Bassin. — Il est formé par la réunion de l'ilion, du pubis et de l'ischion qui contribuent tous trois à la formation de la cavité cotyloïde.

Ilion (*il*, Pl. XXIII, fig. 47 et 50). — Il présente une branche presque horizontale allant rejoindre le sacrum ou *branche sacrée*, et une *branche articulaire* formant un angle droit avec la première. Celle-ci va rejoindre le pubis et l'ischion pour former avec eux la cavité cotyloïde. La branche sacrée présente une face interne et une face externe, un bord inférieur et un bord supérieur qui se termine à l'*épine iliaque* (*ép. il.*, fig. 47 et 50).

Pubis (*P*, Pl. XXIII, fig. 47 et 50). — Chez l'*Uromastix*, il présente deux branches formant un angle presque droit, dont le sommet est l'*épine pubienne* (*ep. p.*). La *branche transversale* s'articule avec celle du côté opposé pour former la symphyse pubienne, l'autre moitié ou *branche articulaire* aboutit à la cavité cotyloïde. Elle présente en son milieu un *trou vasculo-nerveux* (*t. v. n.*, fig. 47 et 50). Chez le *Lacerta*, le *Varanus* et le *Gongylus*, les deux branches sont dans le prolongement l'une de l'autre et forment ainsi avec celles du côté opposé un V dont le sommet est à la symphyse pubienne. Cet os présente une face supérieure ou dorsale, une face inférieure ou ventrale, un bord externe et un bord interne.

Ischion (*Is*. Pl. XVIII, fig. 47 et 50). — Chez l'*Uromastix*, le

Lacerta et le *Gongylus*, il présente deux branches : la *branche transversale*, qui se réunit à celle du côté opposé pour former la symphyse sciatique, et la *branche articulaire* qui fait avec la première un angle obtus et va rejoindre les deux autres os pour former avec eux la cavité cotyloïde. Le sommet de l'angle est l'*épine sciatique* (ép. s.). Chez le *Varanus*, les deux branches sont dans le prolongement l'une de l'autre et il n'y a pas d'épine sciatique.

Le pubis et l'ischion circonscrivent le *trou obturateur* (t. o.). Chez l'*Uromastix*, un petit os relie les symphyses pubienne et sciatique ; chez les autres sauriens l'union se fait par un simple tendon.

À la partie postérieure de la symphyse sciatique est un petit cartilage ou *cartilage hyposciatique* (*c. h.* Fig. 47 et 50).

Membre. — Comme pour les urodèles, j'appellerai : *tête*, l'épiphyse antérieure, et *base*, l'épiphyse postérieure.

Fémur (*Fe*, Pl. XXIII, Fig. 47 et 50). — La tête a une section triangulaire ; elle présente donc un angle supérieur qui se continue par le condyle articulaire, séparé du reste de l'os par un col peu marqué. L'angle interne présente un *trochanter interne* bien marqué; l'angle externe, qui va rejoindre le condyle articulaire, ne présente pas de trochanter. La tête a donc une face interne, une face externe et une face inférieure.

La base a une section rectangulaire ; elle présente donc quatre faces qui sont : supérieure, interne, inférieure et externe. L'angle inféro-interne se continue par le condyle interne et l'angle inféro-externe par le condyle externe.

La partie diaphysaire cylindrique en son milieu prend au voisinage des extrémités les mêmes sections que la tête ou la base de l'os.

Tibia (*T.* Pl. XXI, fig. 38. Pl. XXII, fig. 43. Pl. XXIII, fig. 47 et 50). — L'épiphyse antérieure ou tête a une section triangulaire ; elle présente donc trois faces qui sont interne, externe et inférieure. Les trois angles élargis à leurs extrémités proximales constituent les tubérosités supérieure, interne et externe.

L'épiphyse inférieure ou base a une section quadrangulaire et présente quatre faces : supérieure, interne, inférieure et externe.

La partie diaphysaire est analogue à celle du fémur.

Fibula (*F.* Pl. XXI, fig. 38. Pl. XXII, fig. 43). — La tête a une section triangulaire et la base une section quadrangulaire présentant les mêmes faces que celles du tibia.

Partie diaphysaire analogue à celle du tibia.

Tarse. — Le fibulaire, le central, l'intermédiaire et le tibial sont soudés et constituent les os de la 1re rangée. Seul, le fibulaire présente une ligne de séparation nette d'avec les trois autres.

Les os de la 2e rangée sont en grandeur croissante de l'intérieur à l'extérieur. Le 1er et le 2e tarsaliens sont représentés par de petites masses cartilagineuses,; le 3e est osseux et petit ; le 4e est osseux aussi mais de plus grandes dimensions. Il en résulte que les quatre premiers doigts sont inclinés du côté interne. Le 5e tarsalien, très développé, présente une partie élargie qui s'articule avec le fibulaire, le 4e tarsalien et le 4e métatarsien ; sa face postérieure présente une forte tubérosité interne et une tubérosité externe, séparées par une large gouttière. Cette partie élargie est continuée par une portion cylindrique qui s'articule avec le 5e métatarsien.

Métatarse. — Cinq métatarsiens qui ont reçu suivant les doigts les noms de 1er, 2e, 3e, 4e, et 5e métatarsiens.

Doigts. — Le nombre des segments est très variable.

Le 1er doigt a une phalange et une phalangette.

Le 2e doigt a une phalange, une phalangine et une phalangette.

Le 3e doigt a une phalange, une phalanginette, une phalangine et une phalangette.

Le 4e doigt a une phalange, une phalanginule, une phalanginette, une phalangine et une phalangette.

Le 5e doigt présente une phalange, une phalangine et une phalangette.

Suivant les doigts, ces segments portent les noms des 1re, 2e, 3e, 4e et 5e phalanges ou 1re, 2e, 3e, 4e, 5e phalangines, etc. L'ensemble des segments forme le tableau suivant :

	1er DOIGT.	2e DOIGT.	3e DOIGT.	4e DOIGT.	5e DOIGT.
Phalange	1	1	1	1	1
Phalanginule	0	0	0	1	0
Phalanginette	0	0	1	1	0
Phalangine	0	1	1	1	1
Phalangette	1	1	1	1	1

MUSCLES.

1. Déducteur superficiel du cinquième doigt (Pl. XIX, fig. 28 et 29. Pl. XXI, fig. 38).

Epitrochleo tibio metatarsalis ventralis s. gemellus internus (29). FURBRINGER.
Epitrochleo metatarsalis ventralis fibularis s. gemellus externus (29′). FURBRINGER.
Gastrocnemius (20). *Caput tibiale s. internum*. GADOW.
Femoro (tibio)-metatarsalis plantaris. HOFFMANN.

Uromastix. C'est un muscle situé immédiatement au-dessous de la peau à la face inférieure de la jambe. Une partie de ses fibres sortent de la base du fémur, au-dessus du condyle interne et à la face inférieure, mais la masse musculaire principale sort du tibia. Les fibres ne naissent pas directement de l'os, mais d'un tendon qui s'étend du fémur au bord interne du tibia où il se fixe à peu près à la hauteur du premier tiers de l'os; quelques fibres naissent d'ailleurs directement du tibia en ce point.

Le muscle large et plat traverse obliquement la jambe en se dirigeant du côté externe ; au niveau du tarse, il se transforme en une lame aponévrotique lâchement unie à son bord interne et externe aux tendons des muscles sous-jacents. Après avoir recouvert le cinquième tarsalien il donne naissance à deux tendons. Le plus superficiel va s'unir au muscle sous-jacent : fléchisseur du cinquième métatarsien (35), et se fixe ainsi à la tête du cinquième métatarsien ;

le plus profond longe le bord externe du cinquième doigt et au niveau de la tête de chaque segment il donne un petit rameau qui s'y termine ; à sa partie antérieure il est plus ou moins réuni au tendon des extenseurs du cinquième doigt.

Chez les autres sauriens l'insertion mobile est semblable ; l'insertion fixe est seule variable.

Lacerta. L'insertion supérieure forme une large bande oblique partant de la tubérosité externe (à la face inférieure du tibia) et allant rejoindre le bord interne de cet os au point où se fixe le tendon d'origine chez l'*Uromastix*. Un certain nombre de fibres partent même du bord interne du tibia au-dessous de ce point et sur une assez grande longueur. La partie du tendon inférieur, qui suit le bord externe du cinquième doigt et qui est comprise entre la phalangine et la phalangette, n'est pas individualisée et se confond avec l'aponévrose qui enveloppe tout le doigt. C'est d'ailleurs ce qui se passe pour tous les tendons, qui suivent soit le bord interne, soit le bord externe des doigts, lorsqu'ils sont trop minces.

Varanus. (Pl. XIX, fig. 29). Le muscle a une double origine ; la plus grande partie des fibres naissent de l'extrémité antérieure du tibia et forment une bande oblique d'insertion allant à la face inférieure, depuis la tubérosité externe, jusqu'au bord interne. Un deuxième faisceau naît de la face interne de la tête tibiale et se trouve séparé du précédent par les insertions des adducteurs moyen et postérieur du tibia (107 et 108). Les deux têtes se rejoignent au milieu de la jambe.

Le muscle du *Gongylus* ressemble à celui du *Varanus*.

Chez les quatre sauriens étudiés le bord externe du muscle reçoit un tendon puissant du fléchisseur externe de la jambe (115) sur lequel je reviendrai plus loin.

Fonction. Ce muscle qui contribue un peu à la flexion du cinquième métatarsien a surtout pour but de tirer en arrière le cinquième doigt pour l'écarter des autres et en faire comme un arc-boutant, qui empêche le pied de reculer pendant qu'il sert de point d'appui au moment de la progression du corps.

Comparaison. Ce muscle n'a d'homologue ni chez les urodèles ni chez les anoures.

Furbringer fait naître les deux branches, au moins en partie, du fémur, et de plus réunit la branche externe avec le tendon du *subcaudalis* (6) (Déducteur caudal inférieur de la cuisse 112. A. P.). Il fait terminer l'aponévrose inférieure du côté interne aux premier et deuxième métatarsiens, et du côté externe au cinquième métatarsien (cinquième tarsalien A. P.).

Gadow. En règle générale il indique à ce muscle une double origine, l'une à la face interne du col du tibia, l'autre à sa face inférieure. Le tendon final se fixerait à la face inférieure des têtes des phalanges I et III du cinquième doigt (cinquième phalange et cinquième phalangine. A. P.), de plus une lame tendineuse irait au quatrième métatarsien se jeter dans le *caput externum* du même muscle. (Fléchisseur superficiel des doigts (2). A. P.).

Chez l'*Ophryoessa* la tête principale sortirait du fémur.

Chez le *Ptyodactylus* ce muscle, confondu avec le suivant, se fixerait d'une part au cinquième métatarsien (cinquième tarsalien A. P.) et d'autre part constituerait l'origine des courts fléchisseurs de la première rangée (Fléchisseurs superficiels).

Hoffmann cite Furbringer et différents autres auteurs :

Mivart, qui indique chez l'*Iguana* deux têtes sortant l'une du condyle interne du fémur, l'autre un peu en dessus, le muscle résultant finirait à l'aponévrose plantaire.

Sanders (*Platydactylus* et *Phrynosoma*) ne cite qu'une seule origine au tibia. Chez le *Liolepis* le muscle naîtrait du tibia et du condyle interne du fémur et se terminerait à l'aponévrose plantaire, au cuboïde (quatrième tarsalien A. P.) et au cinquième métatarsien (cinquième tarsalien).

2. Fléchisseur superficiel des doigts (Pl. xix, fig. 28 et 29. Pl. xxi, fig. 38).

Epicondylo metatarsalis digitalis ventralis sublimis s. flexor perforatus (31). Furbringer.
Gastrocnemius (20). *Caput femorale s. externum.* Gadow.
Flexor digitorum perforatus et lumbricales. Hoffmann.

Ce muscle, un des plus volumineux de la jambe, est situé au

bord externe du précédent qui le recouvre en partie ; son origine tendineuse se trouve à l'extrémité postérieure du fémur, à la face inférieure au-dessus du condyle externe.

Il descend le long de la jambe et à la hauteur du tarse se transforme en un large tendon, fixé lâchement à droite et à gauche aux aponévroses des muscles sous-jacents.

L'angle externe de ce tendon se fixe aux deux tubérosités du cinquième tarsalien, tandis que du bord interne, qui est libre partent une lame aponévrotique et un plan musculaire situé au-dessous, dont les ramifications vont s'insérer aux divers segments des doigts. J'étudierai à part chacun d'eux.

Fonction. Par son insertion sur le cinquième tarsalien il fléchit tout le pied, il contribue de plus à l'action des muscles dont son tendon est le point d'origine.

Comparaison. Il n'a point d'homologue chez les batraciens.

3. Fléchisseur superficiel de la première phalange. (Pl. XIX, fig. 28. Pl. XXI. fig. 38).

Plantare schicht (29) Nr. VI, α. Gadow.

C'est un petit muscle plat qui recouvre le premier métatarsien : à la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne, il est perforé par le tendon fléchisseur de la première phalangette (11). Il naît du muscle précédent, et s'insère à droite et à gauche au tendon du Fléchisseur de la première phalange (30).

Fonction. Fléchisseur de la première phalange.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les batraciens.

Gadow fait dépendre de ce muscle la lame aponévrotique qui recouvre tout le doigt jusqu'à l'ongle.

4. Fléchisseur superficiel de la deuxième phalangine. (Pl. XIX, fig. 28 et 29. Pl. XXI, fig. 38 et 39).

(*Uromastix, Lacerta, Gongylus*). Ce muscle, qui naît du Fléchisseur superficiel des doigts (2), a la forme d'un ruban aplati situé au-dessous du deuxième métatarsien. Au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne il donne naissance à deux tendons, qui entourent le tendon fléchisseur de la deuxième phalangette (12) ; ces deux rameaux se réunissent en un tendon commun qui va se fixer à la face inférieure de la tête de la deuxième phalangine. La branche externe du tendon reçoit un rameau de l'aponévrose (6) qui recouvre le troisième doigt.

Varanus. Même description, mais le tendon commun s'unit à celui d'un Fléchisseur de la deuxième phalangine (16) sous-jacent.

Fonction. Fléchit la phalangine du deuxième doigt.

Comparaison. Il n'a pas d'homologue chez les batraciens.
Gadow ne cite pas ce muscle qu'il confond avec le suivant.

5. Fléchisseur superficiel de la deuxième phalange. (Pl. xix, fig. 28. Pl. xxi, fig. 38).

Plantare Schicht (29) Nr. VI β. Gadow.

Il naît du bord postérieur du Fléchisseur superficiel des doigts (2) entre le Fléchisseur superficiel de la première phalange (3) et le Fléchisseur superficiel de la deuxième phalangine (4). Il suit le bord interne du deuxième métatarsien et au niveau de la base de cet os se transforme en un tendon qui va s'unir à celui du fléchisseur de la deuxième phalange (31) sous-jacent.

Fonction. Fléchisseur de la phalange du deuxième doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les batraciens.
Gadow. Même remarque que pour le Fléchisseur superficiel de la première phalange (3).

6. Fléchisseur superficiel de la troisième phalanginette. (Pl. xix, fig. 28 et 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

C'est une lame aponévrotique mince dépendant du Fléchisseur superficiel des doigts (2), elle est située en dessous du troisième doigt auquel elle donne plusieurs rameaux ; leur nombre varie suivant les sauriens.

Uromastix. 4 tendons :

1° Deux tendons qui entourent les fléchisseurs des différents segments du troisième doigt et vont s'unir au Fléchisseur de la troisième phalange (32).

2° Un tendon qui longe le bord externe du troisième doigt et va se fixer à la tête de la phalanginette sur la face inférieure.

3° Un tendon accessoire, qui suit le bord interne du précédent et va se confondre avec le tendon des Fléchisseurs de la phalangine (7 et 17).

Lacerta et *Gongylus.* 3 tendons analogues.

1° Un seul tendon du côté interne allant à la tête de la phalange.

2° Le tendon qui va à la phalanginette reçoit un tendon du muscle sous-jacent : le Fléchisseur superficiel de la troisième phalangine (7).

3° Le tendon allant à la phalangine est semblable à celui de l'Uromastix. Ce tendon, avec le premier entoure les fléchisseurs des autres segments.

Varanus. 2 tendons (fig. 29).

1° Un tendon du côté externe allant comme dans l'*Uromastix* rejoindre le fléchisseur de la troisième phalange (32).

2° Un tendon semblable à celui de l'*Uromastix* et allant à la phalanginette.

Gadow indique la présence d'une lame tendineuse sans noter ses insertions.

Fonction. Ces tendons ont pour but de limiter l'extension de la phalanginette et accessoirement celle de la phalange et de la phalangine du troisième doigt.

Comparaison. Il n'y a rien d'homologue chez les Batraciens.

7. Fléchisseur superficiel de la troisième phalangine. (Pl. XIX, fig. 28 et 29. Pl. XXI, fig. 38 et 39).

Plantare Schicht (29) Nr. VI $_{\gamma}$ (?). GADOW.

Uromastic, *Varanus*. C'est un muscle semblable au Fléchisseur superficiel de la deuxième phalangine (4). Il sort du Fléchisseur superficiel des doigts (2), et à la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne il se transforme en deux tendons, qui entourent celui du Fléchisseur de la phalangette (13). Le tendon unique qui en résulte s'insère à la tête de la troisième phalangine à sa face inférieure.

Dans sa course il reçoit le tendon du Fléchisseur de la troisième phalangine (17).

Lacerta et *Gongylus*. Semblable au précédent, mais il détache du côté interne un faisceau accessoire dont le tendon s'unit au tendon Fléchisseur superficiel de la troisième phalanginette (6).

Fonction. Fléchisseur de la phalangine du troisième doigt.

Comparaison. Ancun muscle homologue chez les Batriciens.

GADOW. Cite un muscle (Nr. VI γ) qui s'insère au troisième doigt à l'aide du tendon mentionné au quatrième doigt (probablement la lame tendineuse 8).

8. Fléchisseur superficiel des quatrièmes phalanginette et phalanginule. (Pl. XIX, fig. 28 et 29. Pl. XXI, fig. 38 et 39).

Uromastix, *Lacerta* et *Gongylus*. C'est une lame aponévrotique réunie plus ou moins par son bord interne à celle du troisième doigt (6). Elle naît de la tubérosité externe du cinquième tarsalien et donne quatre tendons.

1° Le tendon le plus interne, qui est quelquefois très mince et plus ou moins soudé au tendon suivant, il s'insère à la face inférieure de la tête de la phalanginule.

Il est toujours très visible chez le *Lacerta*.

2° Deux tendons, qui entourent les tendons des fléchisseurs des

autres segments : le tendon commun qui en résulte se fixe à la tête de la phalanginette à sa face inférieure.

3° Un tendon accessoire qui va se réunir au tendon du fléchisseur de la phalangine (18).

Varanus. (Fig. 29). Un seul tendon va à la phalanginette et le tendon accessoire fait défaut. Les autres tendons sont semblables à ceux des autres sauriens.

Fonction. Sert à limiter l'extension de la phalanginette et de la phalanginule du quatrième doigt.

Comparaison. Rien d'homologue chez les Batraciens.

Gadow ne cite pas ces tendons, à moins que ce ne soit la lame aponévrotique qui irait au quatrième métatarsien se jeter dans le tendon du caput externum du muscle *Gastrocnemius* (Fléchisseur superficiel des doigts (A. P.) situé au-dessous.

Furbringer ne décrit pas séparément les différents muscles provenant du Fléchisseur superficiel des doigts (2). Il dit simplement que ce muscle, dans le tiers inférieur de sa course, se fixe avec deux tendons aux premier et cinquième métatarsiens (cinquième phalange A. P.) et que la masse musculaire principale va à tous les segments des cinq doigts, excepté aux phalanges terminales. Un peu plus loin il cite des *Tendini digitales s lumbricales* (33) qui sortent du fléchisseur superficiel des doigts (2) et vont aux deux côtés des phalanges basilaires des deuxième, troisième et quatrième doigts. J'ignore quels sont les muscles qu'il a ainsi voulu décrire.

Hoffmann reproduit simplement l'article de Furbringer.

9. *f.* Fléchisseur des quatre premiers doigts. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38 et 39).

Epicondylo fibulo tarso digitalis ventralis profundus s. Flexor perforans (32). Furbringer.
Flexor longus digitorum (21). [*Cap. externum et cap. internum*]. Gadow.
Flexor digitorum perforans. Hoffmann.

Uromastix. Ce muscle, avec le fléchisseur du cinquième doigt (9*h*), forme une deuxième couche musculaire recouverte par le déducteur superficiel du cinquième doigt (1) et le fléchisseur super-

ficiel des doigts (2), aussi les tendons et les muscles qui en partent sont-ils recouverts par les fléchisseurs superficiels des phalanges, phalangines, phalanginettes et phalanginules déjà décrits.

Ce muscle naît par deux têtes. L'interne, beaucoup plus développée, vient de la face inférieure du fibula depuis l'extrémité supérieure jusqu'au milieu de l'os. Les fibres descendent le long de la jambe et arrivées au tiers inférieur de sa longueur, elles se transforment en un tendon qui s'unit à celui de la tête externe.

La tête externe sort de l'extrémité inférieure du fémur au-dessus du condyle externe ; son tendon d'insertion se confond avec celui du fléchisseur superficiel des doigts (2). Au niveau du tiers inférieur de la jambe le muscle se continue par un large tendon, qui reçoit latéralement celui de la tête précédente, et qui au niveau des métatarsiens s'étale en une large aponévrose plantaire, qui se divise en quatre tendons (11, 12, 13, 14) allant aux phalangettes des quatre premiers doigts.

Chaque tendon, après avoir traversé les muscles ou les tendons des fléchisseurs superficiels des premiers segments du doigt, va s'insérer à la face inférieure de la tête de la phalangette. A quelque distance de son extrémité postérieure chaque tendon donne un petit rameau qui se fixe à la face inférieure de la base de la phalangine correspondante.

Varanus. (Pl. XIX, fig. 29). Le Fléchisseur des quatre premiers doigts n'a pas de tête externe provenant du fémur. Une partie des fibres de la tête interne ne naissent pas directement de l'os, mais tirent leur origine d'un tendon, dont l'extrémité antérieure sort du fibula et qui sur son bord interne donne insertion à une partie des fibres du Rotateur direct du tibia (75). De plus le muscle a une tête accessoire formant un ruban mince et étroit qui naît du court tendon du Fléchisseur externe de la jambe (115) dont nous parlerons plus loin. Les tendons (11. 12. 13. 14) allant aux phalangettes détachent au niveau de chaque articulation un mince tendon, qui s'insère à la face inférieure de la base du segment antérieur correspondant. Chez l'Uromastix les phalangines seules reçoivent un tendon analogue.

Lacerta et *Gongylus*. Même description que pour les *Varanus*

avec cette différence qu'il existe une tête fémorale externe comme pour l'*Uromastix*.

Chez tous ces sauriens les tendons des fléchisseurs sont enfermés dans une gaîne commune tendineuse, qui les maintient appliqués contre le doigt pendant sa flexion.

Fonction. Fléchisseur des quatre premières phalangettes et contribue à la flexion des autres muscles, qui partent de l'aponévrose plantaire.

Comparaison. Correspond chez les Urodèles à une partie des Fléchisseurs externes et internes (9*a* et 9*b*) des doigts, puisque chez ces batraciens, le Fléchisseur du cinquième doigt n'est pas individualisé. Il correspond de même et pour la même raison chez les anoures à une partie du Fléchisseur commun des doigts (9*c*), du Fléchisseur interne des doigts (9*d*), et du Fléchisseur externe des doigts (9*e*).

Gadow fait naître le muscle du fémur, du tibia et du fibula chez les sauriens en général et en particulier chez l'*Iguana*, le *Lacerta*, le *Phryoessa* et le *Cnemidophorus*. Il ajoute que tous les tendons tels que 11, 12, 13 et 14 se fixent aux bases (têtes A. P.) de tous les segments.

Furbringer ne sépare pas ce muscle du Fléchisseur du cinquième doigt (9*h*), il lui donne comme origines le fémur, le tibia et le fibula.

Hoffmann ne le sépare pas non plus du Fléchisseur du cinquième doigt (9*h*) et d'une façon générale lui donne comme origines le fémur, le tibia et le fibula. L'origine tibiale manquerait chez l'*Iguana* et le *Platydactylus* ; il naîtrait du fibula chez le *Phrynosoma*, et du fémur chez le *Liolepis*.

9. *i*. Tarso-fléchisseur des doigts. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39, 41).

Zweite plantare schicht (30) Nr. VII (α, β, γ). Gadow.

Ce muscle se compose de deux parties assez distinctes.

La moitié antérieure, indiquée par Hoffmann seulement, forme un ruban large et mince qui naît du bord interne de la tubérosité

articulaire située à la face inférieure du fibulaire. Ses fibres ont une direction transversale légèrement oblique et se fixent à la face supérieure du tendon du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9*f*).

La moitié postérieure est en grande partie cachée par l'aponévrose plantaire ; son insertion antérieure charnue se trouve au bord interne du cinquième tarsalien. Chez le *Varanus* elle s'étend un peu sur le quatrième tarsalien. Ses fibres s'étalent en éventail et se fixent à la face supérieure de l'aponévrose plantaire, vis-à-vis de l'origine, sur cette même aponévrose des Fléchisseurs des deuxième, troisième et quatrième phalanges (31, 32, 33).

Fonction. Ce muscle concourt à la flexion des tendons et muscles qui tirent leur origine de l'aponévrose plantaire. Son action est nécessaire pour compléter et modifier celle du Fléchisseur des quatre premiers doigts, vu l'obliquité des quatre premiers doigts par rapport à l'axe de la jambe.

Comparaison. Il correspond aux fibres des Fléchisseurs externe et interne des doigts des urodèles, qui ont leur origine sur les os du tarse. Remarquons que le quatrième et surtout le cinquième doigt ne reçoivent que très peu de ces fibres tarsiennes chez les urodèles, et que le cinquième doigt n'en reçoit même point chez le *Siredon* et l'*Amblystoma*.

Il correspond au muscle de même nom des anoures qui, lui, n'a d'action que sur les muscles des trois premiers doigts et de la moitié interne du quatrième.

Furbringer ne décrit pas ce muscle.

Hoffmann n'indique que la moitié antérieure.

Gadow ne décrit que la moitié postérieure.

9. *h*. Fléchisseur du cinquième doigt. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Epicondylo fibulo tarso digitalis ventralis profundus, s. Flexor perforans (32). Furbringer.
Flexor longus digitorum. (Caput accessorium) (21). Gadow.
Flexor digitorum perforans. Hoffmann.

(*Uromastix, Lacerta* et *Gongylus*). Ce muscle est formé de deux têtes. La première naît de la base du fémur sur la face inférieure de cet os, au-dessus du condyle externe, c'est-à-dire au même point que la tête fémorale du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9*f*), dont il longe le bord externe. La deuxième tête plus externe naît du fibula au bord externe et dans le tiers antérieur de cet os. Après leur réunion les deux têtes se continuent par un long tendon (15), qui commence au niveau du milieu de la jambe, et qui suit le bord externe du large tendon du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9.*f*.), auquel il est plus ou moins réuni par une mince lame aponévrotique. A la hauteur du tarse ce tendon s'isole, contourne le bord interne de la tubérosité interne du cinquième tarsalien, gagne la ligne médiane du cinquième doigt, qu'il suit après avoir traversé le Fléchisseur du cinquième métatarsien (35) et le tendon du Déducteur superficiel du cinquième doigt (1).

Le tendon (15) va se fixer à la face inférieure de la tête de la cinquième phalangette après avoir donné un rameau à la base de la cinquième phalangine comme les tendons correspondants des autres doigts (11. 12. 13. 14).

Chez le *Lacerta*, il donne en outre des tendons aux bases du cinquième métatarsien et de la cinquième phalange.

Varanus. (Fig. 29). Le Fléchisseur du cinquième doigt ne reçoit pas de tête de fibula, son tendon terminal se comporte comme celui du Lacerta.

Fonction. Fléchisseur du cinquième doigt, particulièrement destiné à la phalangette. Remarquons que la tubérosité interne du cinquième tarsalien forme une sorte de poulie de renvoi, permettant au muscle d'agir avec efficacité lorsque le cinquième doigt forme un angle très ouvert avec la direction des autres doigts.

Comparaison. Il n'y a pas de Fléchisseur spécial au cinquième doigt chez les batraciens.

Furbringer indique simplement que chez certains sauriens, il y a un fléchisseur spécial pour le cinquième doigt, mais que cela n'a pas lieu chez le *Gongylus*.

Gadow décrit chez le *Monitor* un muscle semblable à celui du *Varanus* ; chez les autres sauriens, il ne distingue pas nettement ce

muscle du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9.*f.*). Il indique comme insertion inférieure du tendon (15) qui en provient, tantôt la base (tête A. P.) de la deuxième phalange du quatrième doigt (quatrième phalanginule A. P.), tantôt la base (tête A. P.) de la première phalange du quatrième doigt (quatrième phalange A. P.).

Hoffmann ne distingue pas ce muscle du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9.*f.*).

16. Fléchisseur de la deuxième phalangine. Pl. xix, fig. 29).

Varanus. C'est un petit muscle triangulaire, qui sort de l'aponévrose plantaire au point de séparation des tendons fléchisseurs de la première et de la deuxième phalangettes (11 et 12). Il est recouvert par le Fléchisseur superficiel de la deuxième phalangine (4). Ses fibres se transforment en un tendon mince, qui s'unit à la branche externe du tendon du Fléchisseur superficiel de la deuxième phalangine (4), et s'insère en s'élargissant à la face inférieure de la tête de la deuxième phalangine.

(*Uromastix, Lacerta, Gongylus*). Ce muscle n'existe pas.

Fonction. Fléchisseur de la phalangine du deuxième doigt.

Comparaison. Ne correspond à aucun muscle des batraciens; ceux-ci n'ont d'ailleurs que deux segments au deuxième doigt.

Gadow et Hoffmann n'en parlent pas.

17. Fléchisseur de la troisième phalangine. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Plantare Schicht (29) Nr. VI δ. Gadow.

Muscle analogue au précédent; il prend naissance entre les tendons fléchisseurs de la deuxième et de la troisième phalangettes (12 et 13) et au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, il se transforme en un tendon, qui reçoit la branche interne du tendon du Fléchisseur superficiel de la troisième phalangine (7) et va

s'insérer avec lui à la face inférieure de la tête de la troisième phalangine.

Fonction. Fléchisseur de la phalangine du troisième doigt.

Comparaison. Correspond aux muscles de même nom chez les Urodèles et les anoures.

FURBRINGER, GADOW et HOFFMANN ne le citent pas.

18. Fléchisseur de la quatrième phalangine. (Pl. XIX, fig. 29. Pl. XXI, fig. 38, 39).

Plantare Schicht (29). Nr. VI δ. GADOW.
Sweite plantare Schicht (30) Nr. II γ, ou Nr. II η (30). GADOW.

Ce muscle est formé par deux faisceaux bien distincts que je vais décrire séparément sous le nom de branche interne et de branche externe.

Branche interne. Uromastix. C'est un muscle analogue au précédent, qui naît de l'aponévrose plantaire entre les tendons fléchisseurs des troisième et quatrième phalangettes (13. 14). Son tendon terminal va se fixer à la face inférieure de la tête de la quatrième phalangine, après avoir reçu une branche de l'aponévrose (8).

Varanus. Même description, mais il ne reçoit pas de branche de l'aponévrose (8).

Lacerta et *Gongylus.* Même description que pour l'*Uromastix* avec cette différence, qu'il détache un deuxième tendon, qui s'unit à un rameau de l'aponévrose (8) pour s'insérer à la tête de la quatrième phalanginette.

Branche externe. (*Uromastix, Lacerta* et *Gongylus*). C'est un muscle fusiforme caché par l'aponévrose (8), et qui est situé au bord externe du quatrième doigt. Son long tendon d'origine caché par les muscles moteurs du cinquième tarsalien et du cinquième doigt, sort de l'angle inférieur et externe du fibulaire, au-dessous de l'origine du Fléchisseur profond du cinquième tarsalien (72).

Il passe dans la gouttière creusée entre les deux tubérosités du cinquième tarsalien, au bord interne duquel il se transforme en un

faisceau musculaire. Ses fibres ont une direction oblique et vont s'insérer au bord externe du tendon fléchisseur de la quatrième phalangette (14), vis-à-vis l'insertion de la branche interne.

Varanus. Même description que pour les sauriens précédents avec cette différence, que son extrémité postérieure se transforme en un tendon propre, qui passe sous le tendon fléchisseur de la quatrième phalangette (14) sans y adhérer et va rejoindre le tendon de la branche interne.

Fonction. Fléchisseur de la phalangine du quatrième doigt.

Comparaison. La branche interne correspond au muscle de même nom des batraciens ; la branche externe n'est probablement qu'une insertion supplémentaire, correspondant aux fibres d'origine fibularienne du Fléchisseur externe des doigts (9. *a.*) des urodèles.

Ni Furbringer ni Hoffmann ne décrivent ce muscle.

Gadow cite un muscle, qui correspond peut-être à la branche interne, et qu'il désigne par Nr. VI δ. (29), mais dont le tendon terminal s'unirait en partie avec celui du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9*f*) et irait en partie à la base de la quatrième phalange.

Quant à la branche externe il la représente dans sa figure 43, mais elle ne porte aucune lettre permettant de la reconnaître et aucune description soit celle de Nr. VII, γ, soit celle de Nr. VII, η. n'y correspond.

23. Fléchisseur de la quatrième phalanginette.

C'est un rameau détaché du précédent, que je n'ai trouvé que chez le *Lacerta* et le *Gongylus.* Il correspond au muscle de même nom des Batraciens.

25. Adducteur accessoire du quatrième doigt. (Pl. xix, fig. 29).

Varanus. C'est un petit muscle très mince et très étroit qui naît de la face supérieure de l'aponévrose plantaire; il descend le long du bord interne du quatrième doigt et au niveau du milieu de la

phalange se transforme en un tendon, qui se confond avec celui de l'Adducteur du quatrième doigt (65) situé au-dessous.

Dans un seul échantillon, j'ai trouvé des muscles analogues pour les deuxième et troisième doigts.

Uromastix, *Lacerta* et *Gongylus :* Ce muscle n'existe pas.

Fonction. Les adducteurs des doigts (63, 64, 65) étant de simples tendons, les muscles tels que l'adducteur accessoire du quatrième doigt, quand ils existent, aident à l'adduction, que peuvent produire accessoirement certains muscles de la face supérieure du pied.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Gadow et Hoffmann ne le citent pas.

26. Adducteur accessoire du cinquième doigt. (Pl. xix, fig. 28. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Ce muscle, qui n'est pas volumineux, naît du bord postérieur de la tubérosité interne du cinquième tarsalien, à la face inférieure de cet os. Il descend le long du bord interne du cinquième doigt et au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne il se transforme en un tendon, qui s'unit à celui de l'adducteur du cinquième doigt (66) sous-jacent.

Fonction. Adducteur du cinquième doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Furbringer, Gadow et Hoffmann n'en parlent pas.

30. Fléchisseur de la première phalange. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Tarso hallucialis ventralis (34). Furbringer.
Dritte plantare Schicht (33) Nr. X. α. Gadow.
Tarso digitalis primus. Hoffmann.

Ce muscle, complètement recouvert par le fléchisseur superficiel

de la première phalange (3), a la forme d'un ruban plat, dont le tendon supérieur large et court sort en partie du cartilage interarticulaire situé en haut du premier métatarsien, et en partie du troisième tarsalien. Cette origine se confond plus ou moins avec le bord postérieur du tendon d'insertion du rotateur direct du pied (73). Le muscle suit la face inférieure du premier métatarsien et se termine par une sorte de demi-cercle fibro-cartilagineux, qui se fixe à la face inférieure de la tête de la première phalange.

Fonction. Fléchisseur de la première phalange.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des batraciens. Remarquons qu'il ne naît pas de l'aponévrose plantaire et qu'il vaudrait peut-être mieux le considérer comme l'homologue du fléchisseur profond de la première phalange (42).

Furbringer déclare que la distinction entre les différents muscles du gros orteil est impossible, et indique seulement une masse musculaire naissant du tarse et du métatarse et s'insérant à la phalange basilaire du gros orteil (première phalange A. P).

Gadow le décrit exactement.

Hoffmann indique un muscle qui sortirait des os de la première rangée du tarse, et de la tête du premier métatarsien et qui se fixerait à la phalange basilaire du pouce (première phalange A. P.).

31. Fléchisseur de la deuxième phalange. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Zweite plantare Schicht (30). Gadow.

C'est un muscle plat assez large recouvert par le tendon fléchisseur de la deuxième phalangette (12) et qui à son origine à la face supérieure de l'aponévrose plantaire. Il recouvre la face inférieure du deuxième métatarsien et s'insère à la face inférieure de la tête de la deuxième phalange au moyen d'un demi-cercle fibro-cartilagineux semblable à celui du muscle précédent.

Fonction. Fléchit la phalange du deuxième doigt.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des Batraciens.

Furbringer et Hoffmann ne le décrivent pas.

Gadow. C'est le muscle qu'il indique comme allant à la première ou deuxième phalange du deuxième doigt (deuxièmes phalange ou phalangine A. P.).

32. Fléchisseur de la troisième phalange. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39).

Zweite plantare Schicht (30). Gadow.

C'est un muscle semblable au précédent, mais relatif au troisième doigt. Description et remarques analogues.

33. Fléchisseur de la quatrième phalange. (Pl. xix, fig. 29, Pl. xxi, fig. 38, 39).

Zweite plantare Schicht. Nr. VII (30). Gadow.

Muscle semblable au précédent, description analogue mais relative au quatrième doigt.

Gadow indique deux muscles allant au quatrième doigt ; le premier avec les réserves faites plus haut correspond au muscle que j'ai décrit, le second (Nr VII η) irait au basis phalangi I digiti iv. A cette place il n'y a que la branche interne du fléchisseur de la quatrième phalangine, dont aucune des insertions ne correspond à la description de Gadow.

35. Fléchisseur du cinquième métatarsien. (Pl. xxi, fig. 38, 39).

Uromastix et *Varanus* : C'est un très petit muscle, toujours plus ou moins confondu avec l'adducteur accessoire du cinquième doigt (26). Il est à la face inférieure du pied et sort du bord postérieur de la tubérosité interne du cinquième tarsalien, tout à côté de l'adducteur accessoire du cinquième doigt (26). Il descend le long du cinquième tarsalien et s'insère à la face inférieure de la tête du cinquième métatarsien après avoir reçu un tendon du déducteur superficiel du cinquième doigt (1).

A cause de ses faibles dimensions, je n'ai pu l'isoler nettement chez le *Lacert* et *Gongylus*.

Fonction. Fléchit le cinquième métatarsien.

Comparaison. Il n'a pas d'homologue chez les batraciens.
FURBRINGER, GADOW et HOFFMANN n'en parlent pas.

53. Déducteur du premier doigt. (Pl. XXI, fig. 41, Pl. XXII, fig. 43).

Dritte plantare Schicht (53) Nr X β. GADOW.
Tarso digitalis. HOFFMANN.

C'est un muscle plat caché par les fléchisseurs précédemment décrits ; il sort à la face inférieure du pied du bord interne du cinquième tarsalien en-dessous de la tubérosité interne ; ses fibres traversent obliquement le pied et se transforment en un tendon qui se fixe au bord externe de la tête de la première phalange en se confondant avec le tendon du déducteur profond du premier doigt (58) sous-jacent. Le tendon commun descend le long du bord externe du premier doigt. J'indiquerai ses insertions à propos du muscle (58).

Fonction. Déducteur de tout le doigt.

Comparaison. Correspond au fléchisseur primitif du premier métatarsien des urodèles ; mais ici l'insertion supérieure a été reportée beaucoup du côté externe. C'est une tendance que j'ai déjà indiquée chez les anoures pour les muscles de ce groupe.
FURBRINGER n'indique pas ce muscle.
GADOW ne dit pas que le tendon terminal descende le long du doigt.
HOFFMANN cite un muscle naissant du gros os de la deuxième rangée du tarse (quatrième tarsalien A. P.) et qui se divise en trois ou quatre faisceaux pour se terminer aux phalanges des trois ou quatre premiers doigts ; il ne donne pas d'autres indications.

54. Déducteur du deuxième doigt. (Pl. XIX, fig. 29. Pl. XXI, fig. 41. Pl. XXII, fig. 43).

Tarso digitalis ventralis medius (35). FURBRINGER.
Dritte plantare Schicht. Nr. X γ (33). GADOW.
Tarso digitalis. HOFFMANN.

Uromastix, Lacerta et *Gongylus* : Muscle analogue au précédent; son insertion antérieure a lieu à côté et un peu au-dessus de la sienne. Il traverse obliquement le pied et se transforme en un tendon, qui se fixe au bord externe du deuxième doigt en se confondant avec celui du déducteur profond du deuxième doigt (59).

Varanus (fig. 29) : Il ressemble à celui de l'*Uromastix,* mais ne se fixe pas à la phalange du deuxième doigt. Il est musculaire jusqu'au niveau de la tête de la phalangine et se transforme en un tendon, qui s'unit à celui du déducteur profond du même doigt (59).

Fonction. Déducteur de tous les segments, sauf chez le *Varanus* où il n'agit que sur les deux segments extrêmes.

Comparaison. Correspond à la moitié externe du fléchisseur primitif du deuxième métatarsien des urodèles, et au déducteur du deuxième doigt des anoures, mais son insertion supérieure est reportée du côté externe du pied.

FURBRINGER indique un muscle naissant du *calcaneus*, dont les fibres obliques vont se fixer aux phalanges basilaires des deuxième, troisième et quatrième doigts. Il n'a pas vu le tendon qui longe le bord externe de ces doigts, et se fixe à leurs différents segments.

GADOW n'indique pour aucun saurien l'insertion à la phalange, il ne parle pas non plus du tendon, qui longe le bord externe du deuxième doigt.

HOFFMANN (Voir le muscle précédent).

55. Déducteur du troisième doigt. (Pl. XIX, fig. 29. Pl. XXI, fig. 41. Pl. XXII, fig. 43).

Tarso digitalis ventralis medius (35). FURBRINGER.
Dritte plantare Schicht (33) Nr. X δ. GADOW.
Tarso digitalis. HOFFMANN.

Muscle semblable au précédent mais dont l'origine au cinquième tarsalien est à côté et un peu au-dessus de la sienne. Il traverse

obliquement le pied et son tendon se confond avec celui du déducteur profond du troisième doigt (60) sous-jacent. Chez l'*Uromastix*, le *Lacerta* et le *Gongylus*, la réunion des deux tendons a lieu à partir de la tête de la phalange ; chez le *Varanus* le muscle se transforme en un tendon à la hauteur de la phalanginette, et n'est fixé qu'aux deux derniers segments.

Fonction. Comme pour le muscle précédent.

Comparaison. Il est homologue de la moitié externe du fléchisseur primitif du troisième doigt, chez les urodèles, et du déducteur du troisième doigt des anoures. Même remarque que pour le muscle précédent.

Furbringer et Hoffmann. Voir le muscle précédent.

Gadow. Il l'arrête au *Basis* (tête A. P.) phal. II, dig. III, comme le précédent ; même remarque.

56. Déducteur du quatrième doigt. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 41. Pl. xxii, fig. 43).

Tarso digitalis ventralis medius (35). Furbringer.
Dritte plantare Schicht (33) Nr. X ε. Gadow.
Tarso digitalis. Hoffmann.

Uromastix : Muscle semblable au précédent, mais il naît du tendon du déducteur profond du quatrième doigt (61) sous-jacent. Ce tendon naît d'ailleurs lui-même du cinquième tarsalien, mais en un point assez éloigné de l'origine des muscles précédents.

Chez le *Varanus* (fig. 36), le *Lacerta* et le *Gongylus*, ce muscle a son origine au cinquième tarsalien à côté du déducteur du troisième doigt (55). Son tendon s'unit au niveau de la tête de la phalange à celui du déducteur profond du quatrième doigt (61) pour le *Lacerta* et le *Gongylus*, tandis que chez le *Varanus* le muscle reste charnu jusqu'à la phalanginette, et son tendon ne s'unit à celui du déducteur profond, qu'au niveau de la phalangine, comme pour le muscle précédent.

Fonction. Déducteur de tout le doigt, sauf chez le *Varanus* où il n'agit que sur les deux derniers segments.

Comparaison. Il est homologue de la moitié externe du fléchisseur primitif du quatrième métatarsien des urodèles et du déducteur du quatrième doigt des anoures.

Furbringer et Hoffmann. (Voir le muscle précédent).

Gadow le fait arrêter à la tête de la quatrième phalanginule et n'indique pas le tendon qui suit le bord externe du doigt.

58. Déducteur profond du premier doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 40, 42. Pl. xxii, fig. 43.

Vierte plantare Schicht (34) Nr. XI α. Gadow.

Uromastix, Varanus, Lacerta et *Gongylus* : C'est un muscle peu développé qui naît du bord interne du premier tiers du deuxième métatarsien. Ses fibres cachées par le muscle précédent ont une direction oblique et suivent le bord externe du premier métatarsien, qu'elles recouvrent en partie. A la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne, le muscle se transforme en un tendon, qui suit le bord externe du doigt. A chaque articulation il donne un court rameau latéral, qui s'insère à la face externe de la tête du segment postérieur, en se confondant plus ou moins avec la capsule articulaire.

Chez le *Lacerta* et le *Gongylus*, je n'ai pas suivi le tendon entre la phalangine et la phalangette.

Fonction. Déducteur de tout le premier doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les batraciens, peut-être est-ce le bord postérieur différencié du premier intermétatarsien.

Furbringer et Hoffmann ne le décrivent pas.

Gadow le fait arrêter à l'articulation métatarso-phalangienne.

59. Déducteur profond du deuxième doigt. Pl. xxi, fig. 38, 40, 42. Pl. xxii, fig. 43).

Vierte plantare Schicht (34) Nr. XI β. Gadow.

Varanus, Lacerta, Gongylus : Muscle semblable au précédent,

il naît du bord interne du troisième métatarsien dans sa moitié antérieure, ses fibres se dirigent en convergeant vers la tête de la phalange du deuxième doigt, et se transforment en un tendon qui suit le bord externe du doigt, et se comporte comme le tendon du muscle précédent.

Uromastix: Il est impossible de séparer ce muscle de l'intermétatarsien correspondant.

Fonction. Déducteur de tous les segments du doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens, c'est probablement comme le précédent une partie différenciée de l'intermétatarsien.

Furbringer et Hoffmann ne le décrivent pas.

Gadow l'arrête à l'articulation métatarso-phalangienne.

60. Déducteur profond du troisième doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 40, 42; Pl. xxii, fig. 43).

Vierte plantare Schicht (34) Nr. XI γ. Gadow.

Muscle du troisième doigt semblable au précédent; description et remarques analogues.

61. Déducteur profond du quatrième doigt. (Pl. xxi, fig. 40, 41, 42. Pl. xxii, fig. 43).

Deuxième couche profonde (27) Nr. IV β. Gadow.

Ce muscle fusiforme situé au bord externe du quatrième métatarsien, sort d'un long tendon, qui naît de la face interne du cinquième tarsalien et passe entre cet os et le quatrième tarsalien. A la hauteur de l'articulation métatarso-phalangienne il se transforme en un tendon qui se comporte comme celui des muscles précédents.

Fonction. Déducteur de tout le doigt.

Comparaison. Comme les précédents.

Furbringer et Hoffmann n'en parlent pas.

Gadow. Ce muscle correspond sans doute au muscle Nr. IX β de Gadow ; mais d'après lui il naîtrait de la tête du cinquième tarsalien et s'insérerait inférieurement à la tête de la phalange du quatrième doigt.

62. Déducteur accessoire du quatrième doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 39, 40, 41, 42. Pl. xxii, fig. 43).

De la face interne de la tête du cinquième métatarsien part un tendon, qui s'étend en partie au-dessus du muscle précédent, sa direction est oblique et au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne du quatrième doigt, il se confond avec le tendon du muscle précédent. A sa partie supérieure et sur son bord interne ce tendon reçoit un petit faisceau de fibres musculaires qui naissent du tendon d'origine du muscle précédent. Chez le *Varanus*, de l'origine antérieure du tendon (62) part un autre tendon très net qui aboutit à la face antérieure du quatrième tarsalien.

Fonction. Limite l'écartement des deux derniers doigts.

Comparaison. Correspond plus ou moins à une partie du quatrième intermétatarsien des Batraciens.

Furbringer, Gadow et Hoffmann n'en parlent pas.

63. Adducteur du deuxième doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 40, 41, 42. Pl. xxii, fig. 43).

64. Adducteur du troisième doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 40, 41, 42. Pl. xxii, fig. 43).

65. Adducteur du quatrième doigt. (Pl. xxi, fig. 38, 40, 41, 42. Pl. xxii, fig. 43).

Ce sont des tendons bien nets, qui sortent respectivement du bord externe de la moitié antérieure des premier, deuxième et troisième métatarsiens. Ils se dirigent obliquement vers l'extérieur, gagnent l'articulation métatarso-phalangienne des deuxième, troisième et quatrième doigts et là se comportent comme les tendons terminaux

des déducteurs. Ils suivent le bord interne du doigt et au niveau de chaque articulation donnent un rameau latéral qui s'insère à la tête du segment postérieur correspondant en se confondant plus ou moins avec la capsule articulaire.

Chez le *Lacerta* et le *Gongylus*, je n'ai pu suivre ce tendon au-delà de la phalangine ; il se confond alors avec la gaîne aponévrotique, qui relie les différents tendons du doigt.

Fonction. Ils limitent l'action des déducteurs.

Comparaison. Il n'y a rien d'homologue chez les Batraciens.
FURBRINGER, GADOW et HOFFMANN n'en parlent pas.

66. Adducteur du cinquième doigt. (Pl. XIX, fig. 29. Pl. XXI, fig. 38, 40, 41).

C'est un petit muscle triangulaire, qui naît de la partie étroite du cinquième tarsalien, au-dessous de la tubérosité externe, sur la ligne médiane et à la face inférieure de l'os. Ses fibres se dirigent en convergeant vers la face interne de l'articulation tarso-métatarsienne du cinquième doigt, où elles se fixent. De là part un tendon qui suit le bord interne du cinquième doigt, et qui au niveau de chaque articulation fournit un rameau latéral qui se comporte comme ceux des adducteurs précédents.

Fonction. Limite l'action du déducteur superficiel du cinquième doigt.

Comparaison. Rien d'homologue chez les Batraciens.
FURBRINGER, GADOW et HOFFMANN n'en parlent pas.

67. Premier intermétatarsien. (Pl. XXI, fig. 38, 40, 41, 42).
68. Deuxième intermétatarsien. (Pl. XXI, fig. 38, 40, 41, 42).
69. Troisième intermétatarsien. (Pl. XXI, fig. 38, 40, 41, 42).

Interossei (37). FURBRINGER. HOFFMANN.

Ces trois muscles naissent respectivement du bord interne des

deuxième, troisième et quatrième métatarsiens à la partie antérieure en avant de l'origine du déducteur profond correspondant. Ils ont une course oblique vers l'extérieur et viennent respectivement recouvrir la face inférieure des premier, deuxième et troisième métatarsiens et s'insèrent sur presque toute la surface diaphysaire de ces os. Nous avons vu que chez l'*Uromastix* ils se confondent généralement avec le déducteur profond correspondant.

Furbringer ne fait que les citer, Hoffmann ne les décrit pas.

Gadow cite les muscles Nr XI (α-γ) 34, qui correspondent plutôt aux déducteurs profonds.

Comparaison. Correspondent aux muscles de même nom des Batraciens.

70. Quatrième intermétatarsien. (Pl. xxi, fig. 38, 40 et 42).

C'est un petit muscle triangulaire, qui naît du tendon du déducteur profond du quatrième doigt (61) et s'étale ensuite en éventail ; il s'insère à la face inférieure du quatrième métatarsien, dans le quart antérieur, à côté de l'origine du déducteur profond du troisième doigt (60).

Fonction. Légèrement déducteur du quatrième métatarsien.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Furbringer, Gadow et Hoffmann ne le citent pas.

72. Fléchisseur profond du cinquième tarsalien. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38 et 39).

Tarso digitalis ventralis fibularis (36). Furbringer.
Tarso digitalis quintus. Hoffmann.

C'est un petit muscle rectangulaire caché par le tendon du déducteur superficiel du cinquième doigt (1). Son origine tendineuse est située au bord postérieur du fibulaire, il recouvre la face inférieure de l'extrémité antérieure du cinquième tarsalien et se termine au bord antéro-interne de la tubérosité externe de cet os.

Fonction. Fléchit le cinquième tarsalien.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les urodèles.

Furbringer décrit une masse unique allant du calcanéus au cinquième métatarsien (cinquième tarsalien A. P.) et à la phalange basilaire du petit doigt (cinquième métatarsien A. P.)

Gadow n'en parle pas.

Hoffmann décrit un muscle qui sort des os de la première rangée du tarse et de la partie proximale du cinquième métatarsien (cinquième tarsalien A.P.) et s'insère à la phalange basilaire du cinquième doigt (cinquième métatarsien A. P.).

73. Rotateur direct du pied. (Pl. xix, fig. 29. Pl. xxi, fig. 38, 39, 40 et 41).

Tibio metatarsalis ventralis (?) (30). Furbringer. Hoffmann.
Tibialis posticus (22). Gadow.

C'est un muscle puissant de forme triangulaire situé au-dessous du fléchisseur des quatre premiers doigts (9, *f*). Son origine élargie se trouve à la moitié postérieure diaphysaire du fibula. Les fibres se dirigent en convergeant du côté interne et se transforment en un large tendon, qui se fixe à la face inférieure du pied au premier métatarsien et aux troisième et quatrième tarsaliens.

Fonction. Sert à faire tourner tout le pied pour appuyer fortement sur le sol sa partie antérieure et interne.

Comparaison. Correspond à la partie du muscle de même nom des urodèles, qui s'insère au fibula ; il correspond aussi en partie au muscle de même nom des anoures qui a été très modifié. L'insertion terminale varie beaucoup dans ces différents cas.

Aucun muscle ne correspond à la description donnée par Furbringer. Celui qui se rapproche le plus du rotateur direct du pied est le Tibio-metatarsalis ventralis, qui sortirait du tibia et du fibula et se terminerait aux têtes des trois premiers métatarsiens sur la face inférieure du pied.

Gadow le fait naître suivant les reptiles du fibula et du tibia (*Monitor*, *Lacerta* etc.) ou du fibula seul (*Ophryoessa*) ; quant au

tendon terminal, il le fait arrêter à la face inférieure de l'os tarsale tibiale.

Hoffmann le fait insérer au tibia et au fibula, ou au fibula seul (*Iguana*, *Liolepis*, *Phrynosoma*); comme insertion inférieure, il indique les os de la première rangée du tarse et parfois les métatarsiens.

75. Rotateur direct du tibia. (Pl. xxi, fig. 38, 39, 40, 41 Pl. xxii, fig. 43, 45 et 46).

Fibulo tibialis superior s. popliteus (22). Furbringer. Hoffmann.

Uromastix : Ce muscle sort de la face interne de la tête du fibula ; ses fibres s'étalent en éventail et s'insèrent sur les faces inférieure et externe de la tête et du tiers antérieur de la diaphyse du tibia.

Lacerta, Varanus, Gongylus : Ce muscle est plus développé. Il naît de la face interne de la tête du fibula, soit directement, soit au moyen d'un tendon d'où partent également une partie des fibres du fléchisseur des quatre premiers doigts (9 *f*). Son insertion sur le tibia est aussi beaucoup plus développée et s'étend jusqu'à l'extrémité inférieure de la diaphyse de cet os.

Ce muscle est le plus profondément situé de tous les muscles de la jambe.

Fonction. Sert à maintenir réunis les deux os de la jambe.

Comparaison. Pas de muscle homologue chez les Batraciens. Gadow ne le décrit pas.

76. Extenseur commun des doigts. (Pl. xxii, fig. 43, 44).

Epicondylo metatarsalis dorsalis medius (25). Furbringer. Hoffmann.
Extensor longus digitorum (16). Gadow.

Ce muscle qui est superficiel, est situé sur la ligne médiane de la jambe. Son tendon, d'origine assez long et mince, sort de la base du fémur, au-dessus de la tubérosité externe du tibia ; tout à fait à l'extrémité inférieure, il est caché par le tendon d'insertion de

l'extenseur superficiel du tibia (102-105). Le muscle se renfle alors et, arrivé au tiers inférieur de la jambe, il se divise en deux parties, qui se terminent chacune par un tendon. Le plus interne s'insère au bord latéral externe du deuxième métatarsien, à son extrémité antérieure ; le tendon de la branche externe va se fixer d'une façon semblable au troisième métatarsien.

Fonction. Extenseur des deuxième et troisième métatarsiens.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles, mais présente un nombre de faisceaux beaucoup moins considérable.

Furbringer le fait insérer aux troisième et quatrième métatarsiens.

Gadow lui donne comme insertion ordinaire chez les sauriens la face dorsale ou les deux faces latérales du troisième métatarsien. Chez le *Cyclodus* il indique bien son insertion aux deuxième et troisième métatarsiens ; chez le *Lacerta viridis*, il l'a vu une fois se fixer aux troisième et quatrième métatarsiens.

Hoffmann le fait terminer aux troisième et quatrième métatarsiens ou aux deuxième et troisième (*Iguana*, *Platydactylus*, *Liolepis*).

78-79. Extenseur superficiel du premier et du deuxième doigts. (Pl. xxii, fig. 43, 44, 45).

Extensor hallucis proprius (24). Gadow.

Uromastix : C'est une bande musculaire plate et assez large qui se trouve sur le cou-de-pied. Son insertion antérieure qui est musculaire est en partie cachée par des muscles de la jambe, elle forme une bande mince qui longe le bord externe du fibulaire et s'étend un peu sur le fibula. Le muscle descend obliquement vers les os du métatarse et se divise en deux rameaux. Le plus interne (78) suit le bord externe du premier métatarsien et s'insère à la base de l'os du côté externe. Le rameau externe (79), qui est traversé par la branche interne de l'extenseur commun des doigts (76), est un peu plus court et se fixe à la face supérieure du deuxième métatarsien, dans sa moitié antérieure.

Gongylus : Ce muscle va seulement au premier métatarsien ; il

se divise en deux branches de dimensions presqu'égales, l'une se fixe au bord interne, l'autre au bord externe de l'os.

Lacerta : Même disposition que pour le Gongylus, mais ici la branche externe est très mince. La branche interne a une insertion qui s'étend le long du bord interne du premier métatarsien sur sa moitié inférieure.

Varanus (Pl. XXII, fig. 45) : Le muscle ne possède plus que la branche interne, qui se fixe sur toute la longueur de la diaphyse du premier métatarsien, le long du bord interne de l'os.

Fonction. Elle varie avec ses insertions, mais elle est sans importance.

Comparaison. Correspond aux muscles de même nom des urodèles, et aux extenseurs superficiels des première et deuxième phalanges des anoures ; mais chez les sauriens le muscle au lieu de s'unir aux muscles sous-jacents, s'insère directement aux métatarsiens.

FURBRINGER ne le cite pas, à moins que ce ne soit le *Tibio-metatarsalis dorsalis brevis*, qui y correspond un peu comme position sur les figures, mais pas du tout comme description ; car ce muscle naît du quart inférieur du tibia et va au premier métatarsien. Il n'y a d'ailleurs chez le *Gongylus* aucun muscle répondant à cette description. GADOW le fait naître du fibula et terminer au premier métatarsien : pour le *Lacerta* il indique un rameau allant au deuxième métatarsien.

81. Extenseur du premier doigt. (Pl. XXII, fig. 45).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.
Nr. II α (25). GADOW.

Varanus et *Gongylus*. Ce muscle fusiforme est situé à la face antérieure du pied ; il sort par un court tendon des os de la première rangée du tarse, à une distance du bord interne égale à peu près au tiers de la largeur de l'os, immédiatement au-dessus de la surface d'articulation avec les os de la deuxième rangée du tarse. Il se dirige un peu obliquement du côté interne, et au niveau de la base

du premier métatarsien, il confond ses fibres avec celles de l'extenseur profond sous-jacent.

Uromastix, *Lacerta*. Il n'existe pas.

Fonction. Contribue à l'extension du premier doigt.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des Batraciens.

Furbringer décrit un gros muscle qui sort du tibia et de l'astragale et qui se divise en cinq faisceaux, renforcés par des muscles profonds, sortant des métatarsiens. Il ne donne pas d'autres détails.

Hoffmann décrit un gros muscle, qui chez certains sauriens sort de l'extrémité du tibia, et de la première rangée des os du tarse, chez les autres de l'extrémité du fibula et de la première rangée des os du tarse, chez beaucoup d'autres enfin de la première rangée du tarse et de l'extrémité proximale des métatarsiens. Il se diviserait ensuite en cinq muscles presqu'égaux, recevant des fibres de renforcement, et se rendant aux phalanges des cinq doigts.

82. Extenseur du deuxième doigt. (Pl. xxii, fig. 45).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). Furbringer. Hoffmann.
Nr. II β (25). Gadow.

Varanus, *Gongylus*. C'est un muscle semblable au précédent, il s'insère supérieurement au même point que lui, mais du côté externe, et réunit ses fibres à l'extenseur profond sous-jacent.

Manque chez l'*Uromastix* et le *Lacerta*.

Fonction. Contribue à l'extension du deuxième doigt.

Comparaison. C'est l'homologue des muscles de même nom des Batraciens, mais il ne se fixe pas isolément à la deuxième phalange comme celui des anoures.

Furbringer et Hoffmann : voir le muscle (81).

Gadow le décrit indépendamment des muscles profonds et le fait terminer à la phalangine et à la phalangette, non à la phalange.

83. Extenseur du troisième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.
Nr. II γ (25). GADOW.

C'est un muscle analogue aux deux précédents, son tendon d'origine naît du même point mais un peu plus du côté externe ; il descend sur la ligne médiane du troisième métatarsien et s'unit à l'extenseur profond sous-jacent.

Fonction. Contribue à l'extension du troisième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des anoures, mais s'unit à l'extenseur sous-jacent au lieu de se fixer isolément à l'os. Il n'a pas d'homologue chez les urodèles.

FURBRINGER et HOFFMANN : voir le muscle (81).

GADOW le décrit indépendamment de l'extenseur sous-jacent et le fait insérer seulement aux trois derniers segments.

84. Extenseur du quatrième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Nr. II δ (25). GADOW.
Nr. III α (26). GADOW.
Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.

Ce muscle est formé par deux branches distinctes : l'une interne, l'autre externe. Je vais les décrire séparément. *Branche interne* (84′).

Uromastix, *Lacerta*, *Gongylus* : C'est un muscle fusiforme, pas très développé, situé à la face supérieure du pied, au-dessus du quatrième métatarsien. Son long tendon d'origine naît du même point que les extenseurs des trois premiers doigts (81, 82, 83). Arrivé à l'extrémité postérieure du métatarsien, le muscle se fusionne avec les autres extenseurs du quatrième doigt.

Varanus (Pl. XXII, fig. 45) : Cette branche présente une tête accessoire, qui naît un peu plus du côté interne que la branche externe.

Branche externe (84″).

C'est un muscle fusiforme situé au bord externe du précédent et beaucoup plus développé. Son long tendon d'origine, caché par l'extenseur superficiel des premier et deuxième doigts (78-79), sort de l'angle supéro-externe du fibulaire. Le muscle descend le long du quatrième métatarsien, et à la base de cet os s'unit à l'extenseur profond sous-jacent, ainsi qu'à la branche interne.

Fonction. Extenseur du quatrième doigt, la branche interne joue un peu le rôle d'adducteur.

Comparaison. Chez les urodèles l'extenseur du quatrième doigt n'est pas divisé en deux branches : chez les anoures il y a bien deux branches, mais elles se fixent isolément, la branche interne à la phalange et la branche externe à la phalanginette.

Furbringer et Hoffmann : voir le muscle (81).

Gadow. La description de la branche interne est exacte ; le muscle qui correspond à la branche externe est, (je suppose) Nr. III. α, mais ce muscle aurait un tendon spécial allant aux trois derniers segments seulement.

85. Extenseur du cinquième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). Furbringer. Hoffmann.
Nr. III β (26). Gadow.

Uromastix : Le tendon qui ramène le cinquième doigt à l'extension, est semblable aux tendons correspondants des autres doigts ; il suit la ligne médiane du doigt et se termine à la face supérieure de la tête de la phalangette et à chaque articulation il donne un rameau profond, qui se fixe à la tête du segment correspondant ; de plus ici il en donne un au métatarsien, ce qui n'a pas lieu aux autres doigts. Son extrémité antérieure se continue du côté interne par un tendon qui sort de l'angle externe de la tête du quatrième métatarsien ; du côté externe elle se continue par un autre tendon qui naît du bord externe du cinquième tarsalien au point où le tendon du déducteur superficiel du cinquième doigt (1) a un point d'insertion.

En son milieu et sur sa face inférieure il reçoit les fibres d'un petit muscle dont l'origine se trouve au milieu de la face supérieure du cinquième tarsalien.

Varanus (fig. 45) : Disposition semblable, mais la partie musculaire naît de l'angle supéro-externe du fibulaire, au point d'origine de la branche externe de l'extenseur du quatrième doigt (84).

Lacerta et *Gongylus* : Je n'ai pu voir nettement la partie musculaire à cause de ses faibles dimensions.

Fonction. Extenseur du cinquième doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des urodèles et à l'extenseur de la cinquième phalange des anoures.

Furbringer et Hoffmann. Voir le muscle (81).

Gadow décrit un muscle profond Nr. III β (2 6) dont je n'ai pas pu comprendre l'insertion supérieure : dans la figure il est très développé et son tendon se fixerait aux trois derniers segments du cinquième doigt.

87. Extenseur profond du premier doigt. (Pl. xxii, fig. 43, 44, 45, 46).

Nr. IV α (27). Gadow.
Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). Furbringer. Hoffmann.

Ce muscle, qui recouvre le premier métatarsien, s'insère sur presque toute la surface supérieure de la partie diaphysaire de cet os ; à son extrémité postérieure, il reçoit chez le *Varanus* et le *Gongylus* les fibres de l'extenseur du premier doigt (81). Au niveau de l'articulation métatarso-phalangienne, il se transforme en un tendon, qui suit la face supérieure du premier doigt et s'insère à la face supérieure de la tête de la phalangette. De sa face intérieure un court tendon se détache au niveau de la tête de la phalange et s'y fixe.

Ce tendon n'est pour ainsi dire qu'une partie individualisée d'une aponévrose, qui recouvre tout le doigt.

Fonction. Extenseur du premier doigt.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des anoures, mais ce dernier est divisé en deux parties, ce que nous retrouverons également chez les autres extenseurs profonds des sauriens.

FURBRINGER et HOFFMANN : Voir le muscle (81).

GADOW n'indique pas qu'il y ait un tendon unique pour l'extenseur profond et l'extenseur du premier doigt.

88. Extenseur profond du deuxième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.
Nr. IV α (27). GADOW.

Ce muscle est, comme chez les anoures, divisé en deux branches distinctes : la branche interne et la branche externe que je vais décrire séparément.

Branche interne (88′).

C'est un petit muscle fusiforme dont l'origine charnue est au bord supéro-externe de la moitié antérieure du premier métatarsien. Chez le *Varanus* quelques fibres naissent du tendon adducteur du deuxième doigt (63). L'origine est plus ou moins cachée par l'extenseur superficiel des premier et deuxième doigts (78-79). Le muscle se dirige obliquement du côté externe et recouvre une partie du bord interne du deuxième métatarsien, au niveau de la base de cet os il s'unit à la branche externe.

Branche externe (88″).

C'est un muscle fusiforme dont l'insertion charnue est fixée à la plus grande partie de la face supérieure du deuxième métatarsien. Au niveau de la base de cet os il s'unit aux autres extenseurs du deuxième doigt : le tendon commun qui en résulte, ressemble à celui du premier doigt. Il recouvre la surface supérieure du deuxième doigt et va se fixer à la face supérieure de la tête de la phalangette. Au niveau de chaque articulation il détache un rameau profond, qui s'insère à la tête du segment correspondant.

Fonction. Extenseur du deuxième doigt, la branche interne joue

aussi le rôle d'adducteur, comme le montrent d'ailleurs, chez le Varanus, ses rapports avec l'adducteur sous-jacent.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Batraciens, mais ici il y a la même modification que chez les anoures, c'est-à-dire la division en deux branches, l'interne naissant du premier métatarsien et l'externe du deuxième. D'autre part la réunion des différents extenseurs du deuxième doigt en un muscle unique rappelle les urodèles. La disposition des extenseurs des sauriens est intermédiaire entre celles que l'on remarque dans les deux groupes de Batraciens.

89. Extenseur profond du troisième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.
Nr. IV α (27). GADOW.

Ce muscle ressemble en tout point au muscle précédent. Même description et mêmes remarques, mais relatives au troisième doigt.

90. Extenseur profond du quatrième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Fibulo tarso digitalis dorsalis (28). FURBRINGER. HOFFMANN.
Nr. IV α (27). GADOW.

La branche interne (90′) est analogue à la branche correspondante des autres doigts.

Chez le *Varanus*, le *Lacerta* et le *Gongylus*, la branche externe (90″) est bien développée et ressemble à celle des muscles correspondants des autres doigts ; chez l'*Uromastix*, au contraire, elle n'existe pas ou est représentée par quelques fibres.

91. Extenseur accessoire du cinquième doigt. (Pl. XXII, fig. 43, 44, 45, 46).

Uromastix, *Lacerta*, *Gongylus* : C'est un petit muscle presque

complètement caché par les muscles plus superficiels, son insertion charnue est à la partie supérieure du pied, sur la face externe du fibulaire, et s'étend un peu sur la base du fibula. Cette insertion suit donc le bord externe de l'insertion de l'extenseur superficiel des premier et deuxième doigts (78-79) et de la branche externe de l'extenseur du quatrième doigt (84″). Ce muscle se transforme en un court tendon, qui se fixe à l'angle externe de la tête du quatrième métatarsien, au point d'où part une des origines tendineuses de l'extenseur du cinquième doigt. Ce muscle semble donc destiné plutôt au cinquième qu'au quatrième doigt.

Varanus : Ce muscle est très court et son origine se trouve au bord postérieur du fibulaire au point d'où naissent la branche externe de l'extenseur du quatrième doigt (84″) et l'extenseur du cinquième doigt (85).

Fonction. Adducteur du cinquième doigt et déducteur du quatrième.

Comparaison. Il est difficile de lui trouver un homologue chez les Batraciens, à moins de le considérer comme correspondant aux branches internes des extenseurs profonds des autres doigts des sauriens.

Furbringer, Gadow et Hoffmann n'en parlent pas.

94. Extenseur tarsien externe. (P. xxii, fig. 43, 44).

Peroneus posterior (19). Gadow.
Femoro metatarsalis dorsalis. Hoffmann.

C'est un muscle superficiel qui occupe le bord externe de la jambe. Son insertion d'origine se trouve à la face externe de la tête du fémur et sur une partie de la face externe de la tête du fibula. Le muscle fusiforme qui en provient descend le long de la jambe et au niveau du dernier tiers du fibula se continue par un tendon, qui passe en-dessous du bord externe du fibulaire et revient à la face supérieure du pied se fixer à la face supérieure du cinquième tarsalien, en un point qui correspond à la tubérosité externe de cet os sur l'autre face.

Pour empêcher le glissement du tendon terminal, une lame aponévrotique le relie à celui du déducteur superficiel du cinquième doigt (1).

Chez le *Varanus* et le *Lacerta* le tendon inférieur donne un rameau qui se fixe à l'angle externe du quatrième métatarsien.

Chez l'*Uromastix* ce tendon naît au point où le tendon principal s'insère sur le cinquième tarsalien.

Chez le *Lacerta* et le *Gongylus* le bord interne de ce muscle se confond avec l'extenseur du cinquième tarsalien (98), sauf à ses deux extrémités.

Fonction. Extenseur du cinquième tarsalien.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Batraciens.

Furbringer le décrit avec l'extenseur du cinquième tarsalien (98) ; il n'indique pas l'insertion fémorale.

Hoffmann le fait naître du fémur seulement (du fibula chez le *Platydactylus*) et lui donne comme insertion inférieure le cinquième ou le quatrième tarsalien.

Gadow n'indique aussi que l'insertion fémorale.

97. Extenseur du premier métatarsien. (Pl. xxi, fig. 38. Pl. xxii, fig. 43, 44).

Tibialis anticus (17). Gadow.
Tibio metatarsalis longus (24). Furbringer. Hoffmann.

C'est un muscle superficiel, assez volumineux, situé à la face supérieure de la jambe. Sa large insertion antérieure charnue recouvre une partie de la tubérosité supérieure du tibia, au-dessous du point d'insertion du tendon de l'extenseur superficiel du tibia (102-105). Son insertion s'étend sur la face interne de la diaphyse tibiale en devenant de plus en plus étroite à mesure qu'elle se rapproche du tarse. Les fibres musculaires forment un faisceau conique, qui se fixe directement et à l'aide d'un tendon au bord latéral interne de la tête du premier métatarsien. Le tendon se continue le long du bord interne du premier doigt et se fixe au bord

interne de la tête de la phalange et de la phalangette en s'unissant chaque fois plus ou moins à la capsule articulaire.

Dans le *Lacerta* et le *Gongylus*, je n'ai pu suivre le tendon au-delà du métatarsien.

Fonction. Il est extenseur du premier métatarsien et adducteur du premier doigt.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Furbringer et Hoffmann lui donnent le métatarsien comme insertion inférieure.

98. Extenseur du cinquième tarsalien. (Pl. xxi, fig. 38. Pl. xxii, fig. 43, 44).

Fibulo metatarsalis dorsalis (26). Furbringer. Hoffmann.
Peroneus anterior (18). Gadow.

Uromastix et *Varanus* : C'est un muscle superficiel situé entre l'extenseur commun des doigts (76) et l'extenseur tarsien externe (94). Son insertion charnue recouvre presque toute la face supérieure du fibula.

Ce muscle qui est assez volumineux se transforme à la hauteur du tarse en un tendon, qui passe sous celui de l'extenseur tarsien externe (94) et s'insère à l'angle antéro externe du cinquième tarsalien.

Lacerta et *Gongylus* : Ce muscle, comme nous l'avons vu, se soude plus ou moins en son milieu avec l'extenseur tarsien externe (94).

Fonction. Vu la proximité de son insertion avec la face articulaire du cinquième tarsalien, il doit peu servir à l'extension, c'est plutôt un déducteur.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Gadow, chez les lacertiliens, le fait insérer principalement à la face supérieure de la tête du quatrième métatarsien et indique un fort

prolongement de ce tendon, qui irait à la face externe de la tête de la phalange du quatrième doigt.

Hoffmann indique comme insertion inférieure le cinquième ou le quatrième tarsalien.

101. Interosseux de la jambe. (Pl. xxi. fig. 38. Pl. xxii, fig. 43, 45, 46).

Fibulo tibialis inferior (23). Furbringer.
Interosseus cruris (23). Gadow.
Fibulo tibialis inferior. Hoffmann.

C'est un muscle en forme de trapèze situé à la face supérieure de la jambe, entre le rotateur direct du pied (73) et le ligament fibulo-tibial inférieur. Il est caché par les différents muscles situés à la face supérieure de la jambe. Sa petite base s'insère à la face externe du tiers inférieur du tibia, et sa grande base, de dimension un peu plus considérable, est à la face interne du fibula.

Varanus : Ses fibres s'étalent en outre sur la face supérieure des os de la première rangée du tarse.

Fonction. Relie le fibula au tibia.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des urodèles.

102-105. Extenseur superficiel du tibia. (Pl. xxii, fig. 43, 44. Pl. xxiii, fig. 47, 48, 50, 51).

Ce muscle est formé par quatre têtes, qui ont souvent été considérées comme des muscles distincts ; je vais les décrire séparément.

102. Tête externe inférieure. (Pl. xxiii, fig. 47, 48).

Extensor tibialis (2). Gadow.
Ileo tibialis, s. Rectus femoris externus (21. *b*). Furbringer. Hoffmann.

C'est un muscle volumineux, superficiel qui recouvre du côté externe la face supérieure de la cuisse. Il sort par une large

aponévrose de la face interne de la branche sacrée de l'ilion, dont il recouvre presque tout le bord supérieur. Au milieu de la cuisse il s'unit à la tête externe supérieure (103) et se confond au même niveau plus ou moins avec la tête profonde (105). Cette jonction a lieu plus ou moins loin de la base du fémur suivant les saurions.

Comparaison. Elle correspond à la tête du même nom que l'on trouve chez les Batraciens.

103. Tête externe supérieure. (Pl. XXIII, fig. 47, 48, 51, 52).

Ce muscle est peu développé et regardé par les différents auteurs comme un faisceau de la tête interne. Il naît de l'ilion à côté et au bord supérieur du précédent, le suit quelque temps et finit par s'unir à lui.

Comparaison. C'est l'homologue de la tête du même nom des urodèles. On sait que chez les anoures elle a subi un déplacement assez considérable.

GADOW le considère comme faisant partie du muscle précédent.

Pour FURBRINGER et HOFFMANN c'est sans doute la tête iliaque du muscle suivant.

104. Tête interne. (Pl. XXIII, fig. 48, 50, 51, 52).

Ambiens (1). GADOW.
Ileo pectineo tibialis, s. Rectus femoris internus (21. *a*). FURBRINGER. HOFFMANN.

C'est un muscle également superficiel qui recouvre la face supérieure de la cuisse du côté interne. Son tendon d'origine se fixe au pubis au-dessus de la cavité cotyloïde, il se renfle fortement et au niveau du milieu de la cuisse, il s'unit au muscle précédent, et ensuite à la tête profonde (105).

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les urodèles : chez les anoures la tête interne naît à la limite de l'ilion et du pubis, mais plutôt du premier que du second.

Furbringer le fait naître en partie de l'épine pubienne et en partie de l'ilion au-dessus de l'acetabulum.

Hoffmann dit que chez la plupart des sauriens il naît du pubis, mais que chez le *Platydactylus* et le *Liolepis* il a deux têtes, l'une issue du pubis, l'autre de l'ilion. Cette dernière est peut-être la tête externe supérieure.

Gadow. Il fait naître ce muscle de l'ilion chez les *Monitor*, *Lacerta*, *Cnemidophorus* et *Cyclodus* ; et du pubis chez les *Iguana*, *Ophryoessa*, *Phrynosoma* et *Ptyodactylus*.

105. Tête profonde. (Pl. xxiii, fig. 47, 48, 50, 52).

Femoro tibialis externus, s. vastus externus (21. *c*). Furbringer. Hoffmann.
Femoro tibialis internus, s. vastus internus (21. *d*). Furbringer. Hoffmann.
Femoro tibialis (3) Gadow.

Ce muscle, recouvert par les précédents, est situé à la face antérieure de la cuisse ; son insertion recouvre à peu près complètement toute la diaphyse du fémur. Un peu avant d'arriver à la base de cet os, ses fibres reçoivent celles des têtes précédentes.

Varanus et *Gongylus* : Le muscle est séparé en deux : une moitié externe et une moitié interne. Le ventre interne ne s'unit aux autres muscles que très près du genou.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Du muscle commun part un large tendon qui recouvre l'articulation du genou et va s'insérer à la tubérosité supérieure du tibia. Une lame aponévrotique, qui en dépend, s'étend également sur la tête du fibula, où elle se fixe après avoir recouvert les insertions supérieures de l'extenseur commun des doigts (76) et de l'extenseur tarsien externe (94).

Fonction. Extenseur de la jambe, mais principalement du tibia.

106. Adducteur antérieur du tibia. (Pl. xix, fig. 28. Pl. xxiii, fig. 50, 51).

Ileo pectineo (pubo)-pubo-ischio (ischio)-tibialis, s. gracilis (18). FURBRINGER.
Pubi ischio tibialis (10). GADOW.
Pubo ischio tibialis, s. gracilis. HOFFMANN.

Ce muscle est généralement décrit avec les deux autres adducteurs du tibia par les différents auteurs. Il est presque confondu avec l'adducteur moyen chez l'Uromastix, mais il est bien individualisé chez le *Varanus*, le *Lacerta* et le *Gongylus*.

Chez le *Varanus*, où il est le plus isolé, ce muscle sort d'un tendon large et court, qui s'attache en partie à l'épine pubienne, en partie au tendon du rotateur inverse du tibia sous-jacent (117). Chez l'uromastix le tendon d'origine s'attache uniquement à l'épine pubienne. La bande musculaire s'étend alors le long de la face interne de la jambe, recouvrant un peu le bord inférieur de la tête interne de l'extenseur superficiel du tibia (104) et de la tête profonde (105) du même muscle. A la hauteur du genou elle se continue par un tendon qui chez l'*Uromastix*, le *Lacerta* et le *Gongylus*, s'accole au tendon du muscle suivant, et s'insère à la face interne de la tête du tibia à une petite distance de l'angle interne ; il peut contracter quelques adhérences avec la capsule articulaire du genou.

Chez le *Varanus* le tendon inférieur d'insertion est indépendant ; et se fixe à peu près à la même place, mais il s'étale beaucoup plus, et va rejoindre en haut le tendon de l'extenseur superficiel du tibia (102-105). En bas, il est séparé du tendon de l'adducteur moyen du tibia (107) par la tête interne du déducteur superficiel du cinquième doigt (1). Cette particularité se retrouve chez le *Gongylus*.

Fonction. Adducteur de la jambe.

Comparaison. Il correspond à une partie de l'adducteur du tibia des urodèles et à l'adducteur antérieur des anoures qui, comme nous l'avons vu, contracte des adhérences plus ou moins intimes avec les autres adducteurs du tibia, suivant les espèces.

107. Adducteur moyen du tibia. (Pl. XIX, fig. 28, 29. Pl. XXIII, fig. 50, 51).

Ileo pectineo (pubo)-pubo ischio (ischio)-tibialis, s. gracilis (18). FURBRINGER.
Pubi ischio tibialis (10). GADOW.
Pubo ischio tibialis, s. gracilis. HOFFMANN.

C'est un large muscle triangulaire situé le long du bord inférieur du précédent : il naît en partie du ligament pubo-sciatique et en partie aussi du ligament ilio-sciatique. Le ligament pubo-sciatique sort de l'épine pubienne, se dirige obliquement vers la ligne médiane, et sa partie inférieure étalée se fixe à la symphyse sciatique. Le ligament ilio-sciatique sort de l'extrémité postérieure de la branche sacrée de l'ilion, contourne la face inférieure de la cuisse et vient rejoindre le ligament précédent à l'extrémité postérieure de la symphyse sciatique.

Chez le *Gongylus* un faisceau de fibres recouvre l'extrémité postérieure étalée du ligament pubo sciatique et naît directement de la symphyse sciatique.

Les fibres se dirigent en convergeant vers la jambe et se fixent par un tendon large et court à la face interne de la tête d tibia. A son bord inférieur le tendon s'épaissit et s'arrondit.

Comparaison. Correspond en partie à l'adducteur du tibia des urodèles ; si on examine ses rapports avec le muscle précédent et avec le muscle suivant, on ne peut guère douter qu'il ne soit l'homologue du muscle de même nom des anoures ; surtout si on prend ce dernier muscle chez le *Discoglossus* ou le *Bombinator*. En examinant attentivement ce muscle chez l'Uromastix par exemple, on voit qu'il semble formé de deux branches en partie fusionnées.

108. Adducteur postérieur du tibia. (Pl. XIX, fig. 28, 29, Pl. XXIII, fig. 50, 51).

Ileo pectineo (pubo)-pubo ischio (ischio)-tibialis, s. gracilis (18). FURBRINGER.
Pubi ischio tibialis (10). GADOW.
Pubo ischio tibialis-s. gracilis. HOFFMANN.

Muscle superficiel également peu épais, qui naît du ligament ilio-sciatique et dont les fibres recouvrent la face inférieure de la cuisse. Elles convergent rapidement et se transforment en un tendon rond et fort, qui se fixe à côté du bord inférieur du précédent à l'angle interne du tibia , au niveau du commencement du deuxième tiers de l'os.

Fonction. Ces trois muscles, par leur réunion, servent à l'adduc-

tion du tibia ; ils peuvent aussi, au moins les deux derniers, servir à la flexion de la jambe en combinant leur action à celle du Déducteur du fibula (113).

Comparaison. Cette partie ne se trouve pas chez les Urodèles où le fléchisseur du tibia (110) est visible extérieurement, mais il est homologue du muscle de même nom des anoures.

H. Muscle hyposciatique. (Pl. XXIII, fig, 50, 51, 52).

C'est un petit muscle triangulaire, qui ne fait pas à proprement parler partie des muscles de la cuisse.

Il est superficiel à la face antérieure du bassin ; il naît de cartilage hyposciatique, se dirige vers l'extérieur et se termine au bord du ligament ilio-sciatique.

Il contribue donc à la contraction des muscles qui sortent de ce ligament.

110. Fléchisseur du tibia. (Pl. XIX, fig. 28, 29. Pl. XXI, fig. 38. Pl. XXIII, fig. 50, 52).

Pubo ischio (ischio)-tibialis sublimis posterior (17). FURBRINGER.
Flexor tibialis internus (I et II). GADOW.
Ischio-tibialis sublimis posterior. HOFFMANN.

Ce muscle qui contracte souvent des adhérences avec l'Adducteur postérieur du tibia (108), qui le recouvre, occupe la face inférieure de la cuisse. C'est un muscle assez épais, la majeure partie de ses fibres sortent du ligament ilio-sciatique, et le reste de l'ischion, tantôt de l'épine sciatique, comme dans l'*Uromastix* ou le *Lacerta*, tantôt du voisinage de la symphyse sciatique, quand cette épine n'existe pas comme dans le *Varanus*.

Arrivé au pli du genou le muscle se comporte de deux façons différentes. Chez le *Varanus* et le *Gongylus*, il se fixe à la face postérieure du tibia sur presque toute sa largeur, et cette insertion est immédiatement en dessus de l'origine du Déducteur superficiel du cinquième doigt (1).

Chez l'*Uromastix* il se divise en deux branches. La plus faible se fixe à la face inférieure de la tubérosité interne du tibia, à son

extrémité antérieure ; l'autre branche, plus épaisse, va unir son tendon à celui du Rotateur inverse du tibia (117) et tous deux s'insèrent en un point symétrique de la tubérosité externe du tibia. Entre les deux branches passe la tête du Déducteur superficiel du cinquième doigt (1), qui part du fémur.

Le *Lacerta* présente à l'extrémité postérieure du muscle une division analogue, bien qu'aucune partie du Déducteur superficiel du cinquième doigt ne se fixe au fémur. La branche externe se fixe au tibia comme pour l'*Uromastix*, mais indépendamment du Rotateur inverse du tibia (117).

Fonction. Fléchisseur de la jambe, et particulièrement du tibia.

Comparaison. Correspond au muscle du même nom des Urodèles ; il suffit de comparer ce muscle chez la *Salamandra* et le *Varanus*. Il correspondrait alors au long fléchisseur du fémur des anoures. Pour Gadow c'est l'homologue du Fléchisseur externe de la jambe (115) des Urodèles. Le fléchisseur du tibia de ces mêmes batraciens correspondrait à un des adducteurs du tibia (106-108).

Furbringer et Hoffmann lui donnent comme insertion inférieure, soit le condyle externe du tibia, soit la partie antérieure externe de cet os.

Gadow décrit trois parties : les deux premières plus ou moins distinctes suivant les sauriens, se fixeraient inférieurement au *collum tibiæ et fibulæ* chez le *Monitor* et chez l'*Hydrosaurus*, qui sont très voisins du *Varanus* et chez le *Cyclodus* qui est placé dans la classification tout près du *Gongylus*. La troisième tête décrite par Gadow se sépare immédiatement des deux précédentes et va rejoindre le muscle *Flexor tibialis externus*. (Fléchisseur externe de la jambe (115) A. P.). Aussi je la regarde comme une des origines de ce dernier muscle.

111-112. Déducteur caudal inférieur de la cuisse. (Pl. xxi, fig. 38. Pl. xxiii, fig. 47, 49, 50, 51, 52, 53)

Coccygo femoralis longus, s. pyriformis (6). Furbringer.
Caudi femoralis (7). Gadow.

C'est une muscle triangulaire très puissant, qui appartient à la musculature de la queue. Il est situé à la face ventrale, ses fibres partent du corps de la deuxième vertèbre sacrée, et des corps des apophyses transverses et des hémapophyses des vertèbres caudales. Cette insertion s'étend plus ou moins loin du côté de la queue (jusqu'à la septième vertèbre caudale chez l'*Uromastix*). A la hauteur du bassin le muscle se dirige vers l'extérieur et va se fixer au fémur par un certain nombre de fibres, qui s'insèrent à la face inférieure de la tête du fémur et à la face externe du trochanter interne. Le reste des fibres se continue par un large tendon, qui recouvre la face interne de la région trochantérienne du fémur, immédiatement en avant de l'insertion de la tête profonde de l'Extenseur superficiel du tibia (105).

Du bord postérieur de ce tendon s'en détache un deuxième qui est rond, et qui court à une petite distance du fémur et parallèlement à cet os. Arrivé à la base du fémur il se fixe légèrement au-dessus du condyle externe à côté de l'origine du Fléchisseur superficiel des doigts (2), puis passant sous le Rotateur direct du tibia (75), il se fixe au bord externe de la tête du tibia.

Fonction. C'est le muscle qui joue le rôle principal dans la marche. Il tire fortement la cuisse en arrière, tout en lui donnant, grâce à son large tendon, un mouvement de rotation assez prononcé dans le sens direct.

La queue qui était concave et dont la partie postérieure formait un angle obtus avec la cuisse est donc redressée et tend à former un angle aigu avec la cuisse. Il en résulte une projection de tout le corps en avant, de plus le mouvement de rotation du fémur, qui s'exécute en ce moment, produit une adhérence au sol beaucoup plus considérable de la part des quatre premiers doigts.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des Urodèles. Chez ces derniers le muscle s'unit au bord inférieur du Fléchisseur du tibia (110). Chez les Sauriens le bord de ce muscle est représenté par le long tendon (111). Il n'y a pas de muscle homologue chez les anoures.

113. Déducteur du fibula. (Pl. XIX, fig. 28, 29. Pl. XXII, fig. 43, 44. Pl. XXIII, fig. 47, 48).

Ileo fibularis, s. glutæus maximus (15). FURBRINGER.
Ilio fibularis (4). GADOW.
Ileo fibularis. HOFFMANN.

C'est un muscle superficiel, situé à la face externe de la cuisse, le long de la tête externe inférieure et de la tête profonde de l'Extenseur superficiel du tibia. Il forme un ruban mince et étroit dont le court tendon d'origine sort de la face externe de la branche sacrée de l'ilion, au-dessous de l'insertion de la tête inférieure externe de l'Extenseur superficiel du tibia (102). Le tendon terminal, en partie recouvert par l'origine de l'Extenseur tarsien externe (94), se fixe sur l'angle antérieur du col du fibula.

Fonction. Quand il agit seul, il est déducteur de la jambe; il est fléchisseur, si son action se combine avec celle des Adducteurs du tibia.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des Batraciens.

115. Fléchisseur externe de la jambe. (Pl. XIX, 28, 29. Pl. XXI, fig. 38. Pl. XXIII, fig. 48, 52).

Ileo ischiadico tibialis proprius (16). FURBRINGER. HOFFMANN.
Flexor tibialis internus Pars III (9). GADOW.
Flexor tibialis externus (8). GADOW.

C'est un muscle superficiel situé à la face inférieure de la cuisse entre le muscle précédent et l'Adducteur postérieur du tibia (108), il recouvre en partie le Fléchisseur du tibia (110). Ce muscle assez volumineux sort du ligament ilio-sciatique ; ses fibres vont en convergeant jusqu'au niveau de l'articulation fémoro-tibiale. Il reçoit du côté interne un faisceau de fibres, qui naissent au même point que le Fléchisseur du tibia (110) et viennent se réunir à son large tendon, que je vais décrire. Chez le *Gongylus*, cette branche interne très peu volumineuse se change en un tendon à partir du milieu de la cuisse.

Le Fléchisseur externe de la jambe donne d'abord un tendon rond, qui s'unit au Déducteur superficiel du cinquième doigt (1) et dont il suit le bord externe. Il fournit encore un large tendon, qui se dirige normalement au tibia et se fixe à la face externe de la tête de cet os, à côté de l'insertion du Fléchisseur du tibia (110). C'est au bord antérieur de ce tendon que vient aboutir la branche interne du muscle, et c'est de son bord postérieur que part, chez le *Varanus*, le *Lacerta* et le *Gongylus*, la tête accessoire du Fléchisseur des quatre premiers doigts (9, *f*).

Fonction. Fléchisseur de la jambe.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des Urodèles, mais chez ces derniers il n'y a point d'insertion au tibia. Par son origine et par ses rapports avec le Fléchisseur profond des quatre premiers doigts, c'est la branche interne du Fléchisseur externe de la jambe et la tête accessoire du Fléchisseur profond des quatre premiers doigts qui répondraient surtout au muscle des urodèles. Il correspond aussi au Fléchisseur de la jambe des anoures, mais dans ce cas il y a insertion inférieure au fémur seulement.

Sous le nom d'*Ileo-ischiadico-tibialis proprius*, Furbringer ne décrit évidemment que la branche principale, qu'il fait insérer au condyle externe du tibia. Mais sur ses figures on voit en outre un muscle (7′) qui est, d'après lui, une branche du *Coccygo-femoralis brevis s. subcaudalis* (7). (Déducteur caudal supérieur de la cuisse, 116. A. P.) et dont le long tendon se confond à son extrémité postérieure avec la partie interne du *Gastrocnemius* (Déducteur superficiel du cinquième doigt, 1. A. P.). Ce muscle occupe dans l'animal la place de la branche interne du Fléchisseur externe du tibia, mais celle-ci n'a aucun rapport avec les muscles de la queue.

Gadow le fait naître en général de l'ilion ; quant au long tendon terminal il le fait aboutir à la tête du fibula.

Hoffmann. Donne la même description que Furbringer, mais il ajoute, que chez le *Liolepis* et le *Platydactylus* il se fixe au bord interne de la tête du tibia.

116. Déducteur caudal supérieur de la cuisse. (Pl. XXIII, fig. 47, 49).

Coccygo femoralis brevis, s. subcaudalis (7). FURBRINGER.
Caudali ilio femoralis (6). GADOW.
Coccygo femoralis brevis. HOFFMANN.

C'est un muscle triangulaire situé à la face dorsale de la queue et qui recouvre en partie l'extrémité antérieure du Déducteur caudal inférieur de la cuisse (112). Ses fibres naissent de la face inférieure des apophyses transverses de la deuxième vertèbre sacrée et d'un certain nombre de vertèbres candales. (Les cinq premières chez l'*Uromastix*, les quatre premières chez le *Varanus*). Ces fibres se dirigent en convergeant vers l'extérieur, passent sous le Fléchisseur externe de la jambe, et se fixent avec celles du Déducteur caudal inférieur de la cuisse, (dont on ne peut les séparer à leur extrémité antérieure), à la face externe de la crête fémorale. Au milieu de sa longueur le muscle est coupé en deux par le tendon ilio-sciatique, de sorte que son extrémité postérieure aboutit à ce tendon, d'où sa partie antérieure semble tirer son origine. Quelques fibres naissent même de l'extrémité postérieure de la branche sacrée de l'ilion, au voisinage du point d'insertion du tendon ilio-sciatique.

Fonction. Comme le déducteur caudal inférieur, il rapproche la cuisse de la queue.

Comparaison. C'est l'homologue du muscle de même nom des Urodèles ; il correspondrait également au coccy-fémoral des anoures.

HOFFMANN et FURBRINGER le font naître des vertèbres et insérer au fémur au moyen d'un tendon ; ils citent un prolongement de ce tendon, qui se poursuivrait dans le muscle *Pubo-ischio-tibialis profondus* (20) Adducteur du fémur (118) A. P.) et dans le muscle *Gastrocnemius* (29) (Déducteur superficiel du cinquième doigt 1. A. P.).

GADOW donne une description analogue à la mienne pour le *Cnemidophorus*, le *Lacerta* et l'*Iguana* ; au contraire il n'indique pas d'insertion aux vertèbres, mais seulement à l'ilion et au ligament

ilio-sciatique chez l'*Hydrosaurus*, le *Monitor*, l'*Ophryoessa*, le *Phrynosoma* et le *Cyclodus*.

117. Rotateur inverse du tibia. (Pl. XIX, fig. 28, 29. Pl. XXI, fig. 38. Pl. XXIII, fig. 50, 52).

Ileopectineo (pubo) tibialis profundus (19). FURBRINGER.
Pubi tibialis (12). GADOW.
Pubi ischio tibialis profundus. HOFFMANN.

Uromastix et *Varanus*. C'est un muscle en forme de ruban mince et étroit, qui est recouvert par tout le groupe des Adducteurs du tibia (106-108). Il a deux têtes : la plus superficielle sort d'un très court tendon, où se termine une partie de fibres de l'Extenseur du fémur (121), et qui s'étend sur l'épine pubienne. La tête profonde, qui est très développée, naît par un petit tendon qui s'insère sur la branche articulaire du pubis, immédiatement au-dessus de l'origine de la tête interne de l'Extenseur superficiel du tibia (104). Le muscle contourne la face interne de l'Extenseur superficiel du tibia et passant obliquement sous le Fléchisseur du tibia (110), il va s'insérer par un court tendon à la tubérosité externe du tibia.

Chez le *Lacerta* et le *Gongylus* je n'ai pu isoler la branche profonde ; même description pour le reste.

Fonction. C'est un adducteur du membre postérieur, produisant une rotation de la cuisse.

Comparaison. Correspond par son insertion à l'épine pubienne et par sa position à l'Adducteur du fémur des Batraciens, mais chez ces derniers le muscle se fixe au fémur ou au Fléchisseur du fémur (110) et n'arrive jamais jusqu'au tibia.

FURBRINGER indique exactement l'insertion inférieure au tibia, mais il fait naître ce muscle en partie du pubis et en partie de l'ischion.

GADOW décrit deux muscles. Le premier, par sa position et sa description, ressemble au muscle que j'ai considéré comme l'Adducteur antérieur du tibia (106), qui chez le *Varanus*, très voisin du *Monitor*, est absolument individualisé. Ce muscle, d'après GADOW, serait une exception chez le *Monitor*. Il n'y a pas, me semble-t-il, de

raisons pour en faire une partie du Rotateur inverse du tibia, puisqu'il ne contracte avec lui aucune adhérence et qu'il a une insertion postérieure distincte et même très éloignée de celle de ce muscle. Ces deux faisceaux auraient d'ailleurs des rôles différents.

Quant à la deuxième partie, la seule qui existe chez les autres sauriens, Gadow n'indique jamais d'insertion sur la branche du pubis et donne comme insertions inférieures le tibia et le fibula, mais surtout et quelquefois uniquement ce dernier os.

Hoffmann le fait naître du bord antérieur du pubis, du ligament ilio-sciatiqne et du bord inférieur de l'ischion.

118. Adducteur du fémur. (Pl. xxiii, fig 50, 52).

Puboischio (ischio) tibialis profundus (20). Furbringer.
Ischio femoralis (11). Gadow.
Pubo ischio tibialis lateralis. Hoffmann.

C'est un muscle triangulaire placé à la face interne de la cuisse, sous les muscles Adducteurs du tibia (106-108).

Il naît par une large insertion du ligament pubo-sciatique et quelques fibres partent même du bord postérieur de la branche transversale de l'ischion, à côté de la symphyse sciatique. Les fibres se dirigent vers le fémur et se fixent au bord inféro-interne de la diaphyse de cet os, au-dessous de l'insertion de la tête profonde de l'Extenseur superficiel du tibia. Cette insertion ne dépasse pas postérieurement le milieu du fémur chez l'*Uromastix*, le *Varanus* et le *Lacerta*.

Chez le *Gongylus*, au milieu de la cuisse le muscle se transforme en un tendon qui aboutit à la face inférieure de la tête du tibia, mais tout à fait au bord antérieur ; ce tendon s'unit d'ailleurs plus ou moins à la capsule articulaire.

Fonction. Déducteur de la cuisse.

Comparaison. Il n'a pas d'homologue chez les batraciens. C'est peut-être une partie individualisée du Fléchisseur du tibia (110) qui, comme on le sait, s'insère au fémur chez les anoures. Ceci expliquerait aussi la particularité présentée par le *Gongylus*.

Furbringer indique son insertion au tibia, mais il ajoute qu'il

reçoit le tendon terminal du *subcaudalis* (Déducteur caudal supérieur de la cuisse (116).

Gadow cite deux têtes chez beaucoup de sauriens, la première sortirait de l'épine pubienne. Chez le *Lacerta* et le *Cnemidophorus* il y a une seule tête ; chez le *Monitor* il y a deux têtes distinctes, mais partant toutes deux du ligament pubo-sciatique.

Hoffmann le fait naître soit du pubis seul, soit du Pubis et de l'ischion, et le fait terminer à la face externe de la tête du tibia.

119. Fléchisseur du fémur. (Pl. xxiii, fig. 47, 50, 51, 52, 53).

Ce muscle, chez les Sauriens, se compose de deux parties plus ou moins distinctes. Je vais décrire successivement ces deux têtes.

Tête supérieure (119').

Ileopectineo (pubo)-femorales longi, s. pectinei (10). Furbringer.
Ileopectineo (pubo)-femoralis brevis (11). Furbringer.
Pubi ischio femoralis externus (Pars I) (14). Gadow.
Pubo femoralis longus. Hoffmann.

C'est un muscle situé à la face ventrale du bassin, immédiatement au contact des os. Sa forme est triangulaire, il naît de la branche transversale du pubis, et son insertion s'étend de la symphyse jusqu'à l'épine pubienne, elle recouvre aussi l'os (*Uromastix*) ou le tendon (*Varanus*) allant de la symphyse pubienne et la symphyse sciatique, et l'angle antéro-interne de l'ischion qui est voisin.

Les fibres se dirigent en convergeant vers l'extérieur et vont se fixer au trochanter interne du fémur.

Lacerta et *Gongylus*. L'insertion d'origine est semblable à celle du *Varanus*, mais s'étend un peu plus sur l'ischion.

Chez le *Gongylus*, en outre, une partie des fibres passe au-dessus du trou obturateur et va se fixer au bord interne de la partie antérieure du pubis du côté gauche (pour le muscle de droite, et réciproquement).

Fonction. Cette partie sert à la flexion, mais produit un léger mouvement de rotation dans le sens inverse.

Furbringer décrit deux muscles qui sont évidemment deux parties du même; il ne signale aucun entrecroisement.

Hoffmann cite l'opinion de différents auteurs. D'après Mivart le muscle de l'Iguana aurait trois têtes sortant du pubis, de la symphyse pubienne, et du ligament pubo-sciatique. D'après Sanders le *Liolepis*, le *Phrynosoma* et le *Platydactylus* auraient un muscle sortant du ligament pubo-sciatique et de la partie voisine de l'ischion.

Tête inférieure. (119″).

Puboischio (ischio)-femoralis s. adductor (12). Furbringer.
Pubi ischio femoralis externus (Pars II) (14). Gadow.
Ischio femoralis. Hoffmann.

Ce muscle est situé à la face ventrale du bassin immédiatement en arrière du muscle précédent avec lequel il est d'ailleurs en général plus ou moins soudé surtout à son extrémité postérieure. C'est un muscle triangulaire, dont l'insertion antérieure recouvre presque complètement la face ventrale de l'ischion dans sa moitié interne. Les fibres se dirigent en convergeant vers l'extérieur, contournent le trochanter interne et se fixent à la face inférieure de la tête du fémur.

Fonction. Fléchisseur du fémur.

Hoffmann lui donne comme origines l'ischion et les ligaments pubo et ilio-sciatiques; il se fixerait postérieurement au fémur. Il aurait chez le *Phrynosoma* et le *Platydactylus*, d'après Sanders trois origines : l'ischion, le pubis et la membrane qui recouvre le trou obturateur.

Comparaison. Le muscle qui provient de la réunion des deux têtes est l'homologue du muscle de même nom des batraciens.

120. Déducteur du fémur. (Pl. xxiii, fig. 47, 48).

Ileo femoralis, s. glutœus medius (5). Furbringer.
Ilio femoralis (5). Gadow.
Ileo femoralis. Hoffmann.

C'est un muscle profond situé à la face externe de la cuisse, sous la tête externe inférieure de l'Extenseur superficiel du tibia (102). Il est triangulaire et son origine musculaire se trouve à la face externe de la branche sacrée de l'ilion, au-dessous de celle de la tête externe inférieure de l'Extenseur superficiel du tibia (102).

Ses fibres se fixent à partir de la région trochantérienne, sur la face externe et un peu à la face inférieure du fémur, au-dessous de l'origine de l'Extenseur superficiel du tibia (tête profonde) (105).

Son insertion s'étend sur le tiers de la diaphyse chez l'*Uromastix*, sur la moitié chez les autres.

Fonction. Déducteur de la cuisse.

Comparaison. Correspond au muscle de même nom des batraciens. Chez les urodèles il correspond surtout aux fibres issues de l'ilion.

121. Extenseur du fémur. (Pl. XXIII, fig. 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54).

Ileopectineo-trochantineus externus (8). FURBRINGER.
Pubi ischio femoralis internus (13). GADOW.
Ischio pubo femoralis. HOFFMANN.

Uromastix : C'est une masse musculaire subdivisée elle-même en deux têtes. La plus supérieure, qui recouvre légèrement la seconde, naît de la branche transversale du pubis, et son insertion s'étend de la symphyse pubienne au trou vasculo-nerveux, sur la face inférieure du pubis. La seconde sort du petit os médian, reliant la symphyse pubienne à la symphyse sciatique.

Ces fibres musculaires s'étendent transversalement et viennent contourner le bord antérieur de la branche articulaire de l'ilion. C'est à ce niveau que les deux têtes confondent leurs fibres, puis se dirigent de haut en bas et se fixent à l'angle supérieur de la tête du fémur, immédiatement au-dessous du col.

Si on examine ce muscle sur la face ventrale, on voit qu'une grande partie de la tête supérieure, un peu plus bas que l'épine pubienne, se termine à un tendon transversal, qui, comme nous l'avons vu, sert d'origine à une partie de l'Adducteur antérieur du tibia (106) et du Rotateur inverse du tibia (117). De ce tendon part

également un faisceau musculaire, qui est comme la continuation du muscle précédent et qui se fixe à l'extrémité antérieure du trochanter interne du fémur. C'est entre ce faisceau et l'insertion principale du muscle que passent la tête interne de l'Extenseur superficiel du tibia (104) et la branche pubienne du Rotateur inverse du tibia (117).

Varanus. Même description, mais ici les deux têtes naissent du pubis. Leur insertion d'origine occupe le sommet de la symphyse pubienne sur la face inférieure et sur la face supérieure ; elle recouvre tout le bord antérieur de la branche transversale du pubis, depuis la symphyse jusqu'à l'épine pubienne et sur plus de la moitié de la largeur de l'os.

Lacerta et *Gongylus.* La tête supérieure, à la face supérieure et à la face inférieure, recouvre de son insertion simplement un petit triangle voisin de la symphyse pubienne ; la deuxième tête naît d'un tendon, d'où sort également la tête du côté gauche. L'extrémité antérieure du tendon va rejoindre la symphyse pubienne. Même description pour le reste du muscle. A noter que chez le Lacerta, le petit rameau, qui à la face ventrale va rejoindre le trochanter, est doublé d'un tendon étroit.

Fonction. Extenseur du fémur.

Comparaison. Correspond aux muscles de même nom des batraciens. Chez les Urodèles le muscle présente un développement bien plus considérable et chez les Anoures il naît de l'ilion, par suite de la position antérieure de la branche sacrée de cet os et de la disparition de la face supérieure du pubis.

Furbringer décrit très sommairement un muscle, qui naîtrait du pubis et se terminerait au *trochanter minor* (trochanter interne A. P.). D'après sa position peu visible d'ailleurs sur les figures, il semble correspondre au muscle que je viens de décrire.

Hoffmann décrit un muscle *ischio-pubo-femoralis* qui correspond sans doute, au moins en partie, au muscle que j'ai décrit ; il se terminerait au *trochanter minor* (trochanter interne. A. P.) ou dans son voisinage.

122. Rotateur direct du fémur. (Pl. xxiii, fig. 47, 48, 49, 54).

Puboischio (ischio)-trochanterius longus (13). Furbringer.
Pubi ischio, femoralis internus (13). Gadow.
Ischio trochantericus longus. Hoffmann.

C'est un muscle triangulaire situé toujours à la face dorsale du bassin, mais en arrière du précédent. Son insertion fixe se trouve à la face supérieure de l'ischion dont il recouvre presque toute la branche transversale, sauf une place occupée vers l'épine sciatique par l'origine du Rotateur inverse du fémur (124). Ses fibres se dirigent transversalement en convergeant fortement, elles contournent le bord antérieur de la branche articulaire de l'ilion et se transforment en un tendon assez large, qui reçoit une partie du tendon du muscle suivant. Il suit la face externe de la tête du tibia et se fixe latéralement au commencement de la diaphyse près du bord externe, au bord antérieur de l'origine du Déducteur du fémur. (120).

Fonction. Sert à faire tourner le fémur.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Urodèles. Celui des Anoures s'est inséré à l'ilion pour la même raison que le muscle précédent.

Furbringer. Je n'ai pu trouver sur les figures le muscle décrit par Furbringer sous le nom de : *Puboischio trochanterius longus* (13). Il correspond sans doute à mon rotateur direct du fémur, bien qu'il n'y ait aucune relation indiquée entre ce muscle, le précédent et le suivant.

Cet auteur ne donne d'ailleurs aucuns détails ; il dit simplement, qu'il va de la symphyse sciatique à la partie inférieure du trochanter major (bord externe de l'extrémité extérieure du fémur (A. P.)).

Hoffmann donne une description semblable.

123. Rotateur accessoire du fémur. (Pl. xxiii, fig. 47, 49, 54).

Ileopectineo trochantineus internus (9). Furbringer.
Pubi ischio femoralis internus (13). Gadow.

Lacerta et *Gongylus* (Fig. 54). Ce muscle, bien développé chez

ces sauriens, se compose de deux têtes qui s'entrecroisent avec celles du côté opposé. La tête supérieure du côté droit s'insère sur le bord externe de l'extrémité antérieure du pubis. La tête inférieure passe au-dessus du trou obturateur et va se fixer au bord interne de la branche gauche du pubis, elle est plus large que la tête précédente. Entre les deux passe la tête supérieure du muscle de gauche qui, outre son insertion sur le bord externe de la branche gauche du pubis, se fixe aussi un peu au bord interne de la branche droite, au-dessous de l'origine de la tête supérieure droite. La branche inférieure gauche, recouverte par les précédentes se fixe au bord interne de la branche droite du pubis, à la suite de la précédente. On voit donc que la branche inférieure droite passe entre les deux têtes du muscle gauche.

Une fois réunies les deux têtes se comportent de la même façon à droite et à gauche ; elles donnent naissance à un large tendon, qui se confond en partie avec la face inférieure de l'extrémité de l'extenseur du fémur et d'autre part avec le tendon du muscle précédent.

Varanus. Le muscle n'est pas divisé en deux têtes. Son insertion assez large se trouve au bord interne de la face supérieure du pubis, au-dessous de celle de l'extenseur du fémur (121), mais elle s'étend plus loin du côté du trou vasculo-nerveux. Il n'y a pas entrecroisement du muscle de gauche avec celui de droite. Pour le reste comme pour le Lacerta.

Uromastix. Ce muscle est encore moins développé que chez le Varanus, il se réduit à un petit faisceau musculaire plat, qui naît du bord interne de la branche transversale du pubis et arrivé au trou vasculo-nerveux, se transforme en un large tendon, qui se comporte comme celui des autres sauriens.

Fonction. Contribue à l'action des deux muscles précédents.

Comparaison. Il n'y a pas de muscle homologue chez les Batraciens.

Furbringer. Ce muscle, peu visible sur ses figures, irait du pubis au *trochanter minor* (trochanter interne A. P.) Il n'indique aucun entrecroisement.

Gadow n'indique pas non plus l'entrecroisement des muscles.

Hoffmann. Je n'ai pas trouvé de muscle dont la description corresponde à celle du rotateur accessoire du fémur.

124. Rotateur inverse du fémur. (Pl. XXIII, fig. 47, 48, 49, 53, 54).

Puboischio (ischio)-trochantericus brevis (14). Furbringer.
Pubi ischio femoralis posterior (15). Gadow.
Ischio trochantericus brevis. Hoffmann.

C'est un petit muscle situé du côté dorsal du bassin. Son origine se trouve à la face supérieure de l'épine sciatique, chez l'*Uromastix*, le *Lacerta* et le *Gongylus* ; chez le *Varanus* où cette pointe n'existe pas, il naît de l'angle postéro-interne de l'ischion. Ses fibres se dirigent en convergeant vers l'extérieur, passent sous la branche sacrée de l'ilion, et après avoir contourné la branche articulaire de cet os, elles se transforment en un tendon plat, qui se fixe du côté externe, à la tête articulaire du fémur. Cette insertion à côté de la capsule articulaire, au milieu à peu près de l'os, forme une petite ligne transversale au contact du cartilage articulaire.

Fonction. Produit la rotation du fémur en sens inverse.

Comparaison. Homologue du muscle de même nom des urodèles. Le muscle correspondant des anoures a son insertion d'origine beaucoup plus développée.

Furbringer décrit un muscle, non figuré sur ses planches, sous le nom de *Puboischio trochantericus brevis*, et que je suppose être le muscle que je viens de décrire. Il le fait naître du bord postérieur de l'ischion et du ligament ilio-sciatique, et le fait insérer à la partie supérieure du trochanter major. (Bord externe de l'épiphyse du fémur A. P.)

Hoffmann décrit un muscle, portant le même nom et naissant du bord inférieur de l'ischion, du ligament ilio-sciatique et chez quelques sauriens du pubis (!) Il le fait terminer au trochanter major.

Gadow le décrit très-sommairement et lui donne une insertion inférieure située entre la tête et le trochanter interne du fémur.

REMARQUES ET CONCLUSIONS RELATIVES AUX SAURIENS.

La marche a lieu d'une façon générale comme pour les urodèles, il y a pourtant quelques différences. Le rôle des muscles caudaux (déducteur caudal supérieur 116 et déducteur caudal inférieur de la cuisse 112) est prépondérant chez les sauriens. Comme ces muscles agissent en prenant pour point d'appui la portion de la queue postérieure à leurs insertions et le fémur, il en est résulté pour le pied une disposition spéciale pour le cinquième doigt. Il forme un angle très ouvert avec les quatre autres doigts, il sert pour ainsi dire d'arc-boutant pour empêcher le recul du pied. Le membre postérieur tend donc à ce point de vue à jouer simplement le rôle de point d'appui, et l'on comprend alors que dans toute une série de sauriens il se soit extrêmement réduit, jusqu'à disparaître entièrement dans le groupe des Ophidiens, après avoir passé à l'état de simple crochet chez les Pythons.

Le pied joue pourtant dans la progression un rôle plus considérable que chez les urodèles, pour deux raisons : la première est que le tarse est devenu purement articulaire, la seconde c'est que les doigts tendent à se mettre parallèles à l'axe du corps et ont remplacé leurs fléchisseurs primitifs très courts par des fléchisseurs superficiels de longueur bien plus considérable.

Les sauriens que j'ai étudiés appartiennent à des groupes assez différents : Humivagæ (*Uromastix*), Scincoïdeæ (*Gongylus*), Lacertidæ (*Lacerta*), Monitoridæ (*Varanus*), c'est-à-dire à trois sous-ordres différents : Crassilinguia, Brevilinguia et Fissilinguia ; malgré cela ils présentent tous le même type de musculature, et ne diffèrent les uns des autres que par des modifications sans importance. Dans ces conditions, je ne puis que regretter de n'avoir pas eu à ma disposition les sauriens étudiés par les savants Allemands, pour pouvoir constater par moi-même les nombreuses différences qu'ils signalent à chaque pas dans la description des muscles du membre postérieur. Pour le *Gongylus*, je puis affirmer qu'il rentre absolument dans le type normal, et la seule modification importante qu'il présente est l'insertion au tibia de l'adducteur du fémur (118) alors que chez les autres il se fixe au fémur.

Sauf quelques anastomoses variables dans les fléchisseurs des doigts, les sauriens que j'ai étudiés diffèrent par l'absence chez certains d'entre eux de quelques muscles tels que les extenseurs des premier et deuxième doigts (81 et 82), ou le fléchisseur de la deuxième phalangine (16). On peut citer encore la division en deux rameaux de l'extrémité postérieure du fléchisseur externe de la jambe (115) ou les insertions supérieures un peu variables de l'extenseur du fémur (121) ou des rotateurs du fémur (122 et 123).

Comme l'étude comparative des différents muscles le montre, le type saurien se rapproche plus du type urodèle que du type anoure, sauf pour la cuisse.

On peut encore constater que les extenseurs et les fléchisseurs de la jambe se fixent au tibia, tandis que les extenseurs et les fléchisseurs des doigts se fixent au côté fibulaire du fémur, au fibula ou au côté fibulaire du pied. Ici pourtant, ce qui n'a lieu ni chez les urodèles, ni chez les anoures, le pied reçoit deux muscles du tibia, c'est l'extenseur du premier métatarsien (97), et un muscle faisant partie de la couche sur-ajoutée : le déducteur superficiel du cinquième doigt (1).

La disposition seule des doigts aurait dû d'ailleurs avertir les différents auteurs que l'axe principal de structure du pied ne pouvait passer, ni par le premier, ni par le deuxième doigts.

Les sauriens nous montrent nettement l'homologie des différentes phalanges, ou des phalangettes des doigts. Les fléchisseurs (16, 17, 18) caractérisent les phalangines qui reçoivent en outre un muscle superficiel, tandis que les phalanginettes ou la phalanginule servent d'insertion à la lame tendineuse la plus superficielle du pied.

*
* *

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Dans les limites des dissections faites chez les urodèles, les anoures et les sauriens, voici les conclusions que je crois pouvoir tirer.

1° Dans chaque ordre, les membres postérieurs des différentes espèces ne diffèrent que par l'absence chez certaines d'entre elles de muscles ou portions de muscles qui existent chez les autres. On ne trouve jamais (sauf une exception signalée chez le *Gongylus*) de modifications dans les positions relatives des différents muscles ou leurs insertions inférieures: seules les insertions supérieures présentent quelques modifications toujours sans importance.

2° Les trois ordres présentent trois types différents bien caractérisés de la musculature du membre postérieur.

Le type urodèle est compliqué par suite de la présence d'un grand nombre de muscles primitifs reliant un segment au segment immédiatement suivant. La cuisse et la jambe ont des musculatures très simples.

Le type anoure se rapproche du précédent par la présence dans le pied d'un grand nombre de muscles primitifs ; comme chez les urodèles, les tendons fléchisseurs des phalangettes forment par leur réunion une aponévrose plantaire superficielle. Le grand allongement du pied a entraîné la division en deux parties de certains muscles. Les os de la deuxième rangée du tarse cessent en général de fournir les insertions supérieures des extenseurs des doigts, à cause de leur très grande réduction. La musculature de la cuisse est plus compliquée, de plus la disparition de la face dorsale du bassin par soudure des deux moitiés a amené de notables changements dans l'insertion supérieure des muscles allant du bassin à la cuisse et à la jambe.

Le type saurien est caractérisé par la disparition presque totale des muscles primitifs et leur remplacement par une nouvelle couche plus superficielle de fléchisseurs des doigts, ou muscles perforés, recouvrant l'aponévrose plantaire et les fléchisseurs des doigts des Batraciens, ces derniers muscles devenant perforants. La complication de la musculature de la cuisse rappelle celle des anoures ; elle est caractérisée par le rôle prépondérant joué par les muscles venant des vertèbres caudales.

3° Si on examine les muscles homologues des trois groupes, on constate que les insertions inférieures sont généralement invariables et qu'il y a, au contraire, un déplacement fréquent des insertions supérieures. Pour les insertions inférieures il arrive

quelquefois (adducteurs et déducteurs des doigts des sauriens), que le tendon du muscle se soude aux aponévroses voisines, dont une partie s'individualise, formant ainsi un tendon supplémentaire permettant au muscle de mouvoir un plus grand nombre de segments. Le plus souvent il se produit des insertions acquises, c'est-à-dire, que le muscle contracte en certains points des adhérences avec le périoste de l'os sous-jacent, il arrive alors fréquemment que la portion du muscle comprise entre l'insertion primitive et l'insertion acquise disparaisse, ce qui donne au muscle des attaches très différentes de celles de ses homologues. Il peut arriver aussi, lorsque plusieurs muscles se fixent sur le même os, qu'un changement notable dans le muscle principal amène des changements tels dans la forme de l'os, qu'il est impossible aux muscles de moindre importance de continuer à s'y fixer.

4° Comme pour le tronc, les os sont d'abord reliés entre eux par des muscles allant d'un segment à l'autre, plus tard de nouveaux muscles allant d'un segment à un autre plus éloigné sont venus se superposer aux premiers.

5° A partir du fémur le rayon osseux unique se bifurque pour donner deux axes. Le plus interne comprend le tibia, le tibial, les premiers tarsalien et métatarsien et le premier doigt. Le plus externe, qui passe par le fibula, se subdivise en deux branches : la branche interne passe par l'intermédiaire, le central, puis se divise en deux rameaux passant l'un par le deuxième, l'autre par le troisième doigts et par les tarsaliens et métatarsiens correspondants. La branche la plus externe se bifurque au fibulaire et donne deux axes passant par les quatrième et cinquième doigts, où ils se comportent comme les axes précédents par rapport aux autres doigts (1).

Le fibula semble avoir surtout pour rôle de fournir l'insertion supérieure aux muscles moteurs des doigts, le tibia de fournir l'insertion inférieure aux muscles moteurs de la jambe.

(1) L'embryologie confirme cette manière de voir. Götte a montré que, dans la main des batraciens, les os du tarse présentaient 3 rangées. La rangée proximale est formée par le radial, l'intermédiaire et le cubital, la moyenne par le 1er carpalien, le central et le 4e carpalien, tandis que la rangée distale comprend les 2e et 3e carpaliens. La fig. 15, Pl. XVII et la fig. 36, Pl. XX, montrent que dans le pied la disposition est semblable.

6° Les segments extrêmes des différents doigts, ou phalangettes, sont des os homologues ; il en est de même des segments basilaires ou phalanges en contact avec les métatarsiens. Quand le doigt a plus de deux segments, les nouveaux viennent s'intercaler successivement entre la phalange et le segment qui la suit.

Grenoble, le 1er Juillet 1892.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

---

1. 1807. Mayer. Beitrag zu einer anatomischen monographie der Gattung *Pipa*. (*Nova acta. Acad. Leop. Carol. Nat. Cur.* T. XII, p. 527).

2. 1816. Kloetzke. Dissertatio anatomica de *Rana cornuta* (Berol.).

3. 1825. Zenker. Batracomyologie (Diss. inaug. Iena, 1825).

4. 1828. Van Altena. Commentatio ad quest. zool. in Acad. Lugduno Batava a 1828 propositam, quâ desideratur ut systematice enumerentur species indigenæ reptilium ex ordine batrachiorum addita unius saltem species anatomia et præsertim osteographica accurata.

5. 1828. Meckel. System der vergleischenden anatomie.

6. 1834. Duges. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens aux différents âges.

7. 1835. Cuvier. Leçons d'anatomie comparée (Vol. I-II, Paris).

8. 1847. Collan. Iemförande Anatomisk Beskrifning öfver Muskelsystemet hos Paddan (*Bufo cinereus*) Diss. inaug. Helsingfors 1847).

9. 1850. Klein. Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier. (*Iahres. Hefl. f. d. Verhandl. f. Vaterl. Naturk. in Wurtemberg*).

10. 1851. Carus. Beiträge zur Vergleichenden Muskellehre. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. III).

11. 1852. Gorski. Ueber das Becken der Saurier. (Dorpat-Inaugural dissertation).

12. 1856. Stannius. Handbuch der Wierbelthiere. (Berlin).

13. 1866. Owen. Anatomie of Vertebrates (London).

14. 1867. Mivart. Notes on the myologie of *Iguana tuberculata*. (*Proceed. zool. Soc.* 1867, p. 766-97).

15. 1867. Macalister. On the homologies of the flexor muscles of the vertebrate limb. (*Journal of anatomy and physiology*. 1867-1868).

16. 1869. Mivart. On the myology of *Menopoma* (*Proc. Zool* soc. London).
Id. Notes on the myology of *Menobranchus lateralis*.

17. 1869. Humphry. On the disposition of the leg and fore-arm. *Journal of anatomy and phys.* Vol. III. 1868-1869).

18. 1870. Fürbringer. Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Sauriern. (Leipzig).

19. 1870. Sanders. Notes on the myology of *Platydactylus japonicus*. (*Proceed. Zool. Soc. London*, p. 413).

20. 1871. Huxley. A manual of the anatomy of vertebrates animals. London.

21. 1871. Humphry. The muscles and nerves of the *Cryptobranchus Japonicus*. (*Journal of anatomy and physiology.*)

22. 1872. Sanders. Notes on the myologie of *Liolepis Belli*. (*Proceed. Zool. Soc.* 1872, p. 154).

23. 1872. Humphry. Observations in myology. (8°, Cambridge an London) ; including the myology of *Pseudopus Pallasii*.

24. 1873. De Man. Vergelykende myologische en neurologische studien over Amphibien en Vogels (*Acad. Proefschrift.*)

25. 1873. Sanders. Notes of the myology of the *Phrynosoma coronatum*. (*Proceed, of the Zool. society of London,* 1874).

26. 1874. Mivart. The common Frog. (London).

27. 1878. Hoffmann. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, (Bd. VI. Abth. II. Leipzig und Heidelberg).

28. 1879. Schneider. Beitrage zur vergl. Anatomie und Entwicklungs geschichte der Wirbelthiere.

29. 1880. Sabatier. Comparaison des ceintures des membres antérieurs et postérieurs dans la série des vertébrés (Paris).

30. 1881. Gadow. Beitrage zur myologie der hinteren Extramität der Reptilien. (*Morphol. Jahrb.* Bd. VII).

31. 1881. Hoffmann. Bronn's klassen und ordnungen des Thierreichs (Bd. VI. Abth. III. Reptilien).

32. 1882. Ecker und Wiedersheim. Die Anatomie des Frosches.

33. 1886. Wiedersheim. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.

34. 1888. Alix. Sur la classification des vertébrés (*Mémoires publiés par la Société philomatique à l'occasion du centenaire de sa fondation.*)

35. 1889. Brooks. On the morphology of the extensor muscles. (*Studies from the Museum of Zoology in University college. Dundee*).

36. 1891. Perrin. Muscles du pied de la *Rana* et du *Bufo*. (*Soc. phil. de Paris*. 8e série. T. III, N° 1).

37. 1892. Perrin. Muscles du pied de la *Salamandra maculosa* et du *Siredon pisciformis*. (*Soc. phil. de Paris*. 8e série, T. III, N° 3).

38. 1892. Perrin. Muscles des extrémités inférieures de quelques sauriens. (*Soc. phil. de Paris*. 8e série, T. IV, N° 2, p. 5).

EXPLICATION DES PLANCHES.

[Lorsque le même muscle porte deux noms différents, comme le numéro correspondant est le même, je fais suivre le nom du muscle des lettres U, A ou S, signifiant : Urodèle, Anoure ou Saurien].

a. Astragale.
C. Central.
Ca. Calcanéum.
C. h. Cartilage hyposciatique.
C. T. Crête tibiale.
c. y. Cartilage ypsiloïde.
ep. il. Épine iliaque.
ep. p. Épine pubienne.
ep. s. Épine sciatique.
f. Fibulaire.
F. Fibula.
Fe. Fémur.
i. Intermédiaire.
il. Ilion.
is. Ischion.
P. Pubis.
t. Tibial.
T. Tibia.
t. o. Trou obturateur.
t. v. n. Trou vasculo-nerveux.
1.2.3.4 5. Premier, deuxième..... cinquième tarsalien.
I.II.III.IV.V. Premier, deuxième..... cinquième métatarsien.

Muscles.

1. Déducteur superficiel du cinquième doigt.
2. Fléchisseur superficiel des doigts.
3. Id. de la première phalange.
4. Id. de la deuxième phalangine.
5. Id. de la deuxième phalange.
6. Id. de la troisième phalanginette.
7. Id. de la troisième phalangine.
8. Id. des quatrièmes phalanginette et phalanginule.
9 *a*. Fléchisseur externe des doigts (U)
9 *b*. Id. interne des doigts (U).
9 *c*. Id. commun des doigts (A).
9 *d*. Id. interne des doigts (A).
9 *e*. Id. externe des doigts (A).
9 *f*. Id. des quatre premiers doigts (S)
9 *h*. Id. du cinquième doigt (S).
9 *i*. Tarso fléchisseur des doigts.
10. Tendon fléchisseur de la phalangette de l'ergot.
11. Id. de la première phalangette.
12. Id. deuxième id.
13. Id. troisième id.
14. Id. quatrième id.
15. Id. cinquième id.
16. Fléchisseur de la deuxième phalangine.
17. Id. troisième id.
18. Id. quatrième id.
19. Id. cinquième id.
20. Fléchisseur primitif de la troisième phalangine.
21. Id. quatrième id
22. Id. cinquième id
23. Fléchisseur de la quatrième phalanginette
24. Id. primitif de la quatrième phalanginette.
25. Adducteur accessoire du quatrième doigt.
26. Id. cinquième doigt
27. Adducteur de la phalangette de l'ergot.
28. Id. du métatarsien de l'ergot.
29. Id. postérieur du premier métatarsien.
30. Fléchisseur de la première phalange.
31. Id. deuxième id.
32. Id. troisième id.
33. Id. quatrième id.
34. Id. cinquième id.
35. Fléchisseur du cinquième métatarsien (S).
36. Id. du premier métatarsien (U).

37. Fléchisseur du deuxième métatarsien (U).
38. Id. troisième id. (U)
39. Id. quatrième id. (U).
40. Id. cinquième id. (U).
41. Id. commun profond des phalanges.
42. Fléchisseur profond de la première phalange.
43. Id. deuxième id.
44. Id. troisième id.
45. Id. quatrième id.
46. Id. cinquième id.
47. Adducteur accessoire du cinquième métatarsien.
48. Fléchisseur primitif de la première phalange.
49. Id. deuxième id.
50. Id. troisième id.
51. Id. quatrième id.
52. Id. cinquième id.
53. Id. du premier métatarsien (U. A).
53. Déducteur du premier doigt (S).
54. Fléchisseur primitif du deuxième métatarsien (U).
54. Déducteur du deuxième doigt (A. S).
55. Fléchisseur primitif du troisième métatarsien (U).
55. Déducteur du troisième doigt (A. S).
55. Fléchisseur primitif du quatrième métatarsien (U).
56. Déducteur du quatrième doigt (A. S).
57. Fléchisseur primitif du cinquième métatarsien (U).
57. Déducteur du cinquième doigt (A).
58. Déducteur profond du premier doigt.
59. Id. deuxième id.
60. Id. troisième id.
61. Id. quatrième id.
62. Déducteur accessoire du quatrième doigt.
63. Adducteur du deuxième doigt.
64. Id. troisième id.
65. Id. quatrième id.
66. Id. cinquième id.
67. Premier intermétatarsien.
68. Deuxième id.
69. Troisième id.
70. Quatrième id.
71. Quatrième intermétatarsien accessoire.
72. Fléchisseur profond du cinquième tarsalien
73. Rotateur direct du pied.
74. Long rotateur direct du pied.
75. Rotateur direct du tibia.
76. Extenseur commun des doigts.
77. Extenseur superficiel de l'ergot.
78. Id. du premier doigt (U. S).
78. Id. de la première phalange (A).
79. Id. du deuxième doigt (U. S).

79. Extenseur superficiel de la deuxième phalange (A).
80. Id. du troisième doigt (U).
80. Id. de la troisième phalange (A).
81. Extenseur du premier doigt (U. S).
81. Id. de la première phalange (A).
82. Id. du deuxième doigt (U. S).
82. Id de la deuxième phalange (A).
83. Id du troisième doigt (S).
83. Id. de la troisième phalange (A).
84. Id. du quatrième doigt (U. S).
84 *a*. Id. de la quatrième phalange (A).
84 *b*. Id. de la quatrième phalanginette (A).
85. Id. du cinquième doigt (U. S).
85. Id. de la cinquième phalange (A).
86. Adducteur antérieur du premier métatarsien.
87. Extenseur profond du premier doigt.
88. Id. deuxième id.
89. Id. troisième id.
90. Id. quatrième id.
91. Id. cinquième id. (U. A).
91. Extenseur accessoire du cinquième doigt (S).
92. Rotateur inverse du pied.
93. Extenseur tarsien interne.
94. Id. externe.
95. Extenseur primitif du tibia.
96. Extenseur primitif du fibula.
97. Id. du premier métatarsien.
98. Id. du cinquième tarsalien.
99. Déducteur du fibulaire.
100. Id. cinquième métatarsien.
101. Intérosseux de la jambe.
102. Extenseur superficiel du tibia (tête externe inférieure).
103. Id. id. (tête externe supérieure).
104. Id. id. (tête interne).
105. Id. id. (tête profonde).
106-108. Adducteur du tibia (U).
106. Adducteur antérieur du tibia (A. S).
107. Id. moyen du tibia (A. S).
108. Id. postérieur du tibia (A. S).
109. Cutanéo adducteur du tibia.
110-111. Fléchisseur du tibia (U).
110. Long fléchisseur du fémur (A).
110. Fléchisseur du tibia (S).
111-112. Déducteur caudal inférieur de la cuisse (S).
112. Id. id (U).
113. Déducteur du fibula.
114. Fléchisseur primitif du fibula.
115. Id. externe de la jambe (U. S).
115. Id. de la jambe (A).

116. Déducteur caudal supérieur de la cuisse (U. S).
116. Coccy fémoral (A).
117. Adducteur du fémur (U A)
117. Rotateur inverse du tibia (S).
118. Adducteur du fémur (S).
119. Fléchisseur du fémur.
120. Déducteur du fémur.
121. Extenseur du fémur.
122. Rotateur direct du fémur.
123. Id. accessoire du fémur.
124. Id. inverse du fémur

PLANCHE XVI.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6. — *Salamandra maculosa.* Membre postérieur droit, jambe et pied (gr. 4 fois).

Fig. 1. — Face inférieure. Insertions musculaires.

Fig. 2. — Face inférieure. Muscles superficiels.

Fig. 3. — Face inférieure, après l'enlèvement du fléchisseur externe des doigts (9 *a*).

Fig. 4. — Face inférieure après l'enlèvement du fléchisseur externe des doigts (9 *a*), du fléchisseur interne des doigts (9 *b*) et des muscles et tendons qui en dépendent

Fig. 5. — Face inférieure. Muscles fléchisseurs primitifs des métatarsiens et des doigts.

Fig. 6. — Face supérieure. Insertions musculaires.

Fig. 7. — Face supérieure. Muscles superficiels.

Fig. 8. — Face supérieure, après l'enlèvement de l'extenseur commun des doigts.

PLANCHE XVII.

Fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14. — *Salamandra maculosa.* Membre postérieur, bassin et cuisse droits (gr. 4 fois).

Fig. 9. — Bassin, face dorsale et fémur, face externe. Insertions musculaires.

Fig. 10. — Bassin, face dorsale, et fémur, face externe. Muscles superficiels.

Fig. 11. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement de l'extenseur superficiel du tibia (102-103), du déducteur du fibula (113) et du déducteur caudal supérieur de la cuisse (116).

Fig. 12. — Bassin, face ventrale et fémur, face interne. Insertions musculaires.

Fig. 13. — Bassin, face ventrale, et cuisse, face interne. Muscles superficiels.

Fig. 14. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement de l'adducteur du tibia (106-108) et du fléchisseur du tibia (110-111).

Fig. 15. — Membre postérieur droit du *Sauranodon natans*, face supérieure. Figure destinée à montrer la disposition des rayons osseux primitifs.

Fig. 16. — Membre postérieur droit du *Bufo pantherinus*, jambe et pied (gr. 2 fois). Muscles superficiels de la face inférieure.

PLANCHE XVIII.

Fig. 17, 18. — *Bufo pantherinus,* jambe et pied droits (gr. 2 fois).

Fig. 17. — Face inférieure. Insertions musculaires.

Fig. 18. — Face inférieure du pied après l'enlèvement d'une partie de l'aponévrose plantaire.

Fig. 19. — *Bombinator igneus*, pied droit (gr. 4 fois). Face inférieure après l'enlèvement du fléchisseur commun (9 *c*), du fléchisseur interne (9 *b*), du fléchisseur externe (9 *e*), du tarso-fléchisseur des doigts (9 *i*) et des muscles qui en dépendent.

Fig. 20, 21, 22, 23. — *Bufo pantherinus*. Membre postérieur droit (gr. 2 fois).

Fig. 20. — Pied droit, face inférieure après l'enlèvement des mêmes muscles que dans la figure 19.

Fig. 21. — Jambe et pied, face supérieure. Insertions musculaires.

Fig. 22. — Jambe et pied, face supérieure. Muscles superficiels.

Fig. 23. — Pied, face supérieure après l'enlèvement de l'extenseur commun des doigts (76), des extenseurs superficiels de l'ergot, des première, deuxième et troisième phalanges (77, 78, 79, 80), de l'extenseur de la cinquième phalange (85) et du déducteur du cinquième métatarsien (100).

PLANCHE XIX.

Fig. 24, 25, 26, 27. — *Bufo pantherinus*. Membre postérieur droit. Bassin, face dorsale et fémur, face externe (gr. 2 fois).

Fig. 24. — Insertions musculaires.

Fig. 25. — Muscles superficiels.

Fig. 26. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement de l'extenseur superficiel du tibia (102, 103, 104), de l'adducteur postérieur et du cutanéo-adducteur du tibia (108-109), du déducteur du fibula (113) et du fléchisseur de la jambe (115).

Fig. 27. — Figure semblable à la précédente où il ne reste que les rotateurs direct et inverse du fémur (122-124).

Fig. 28. — *Uromastix spinipes*, jambe et pied droits (gr. 3 fois). Face inférieure. Muscles superficiels.

Fig. 29. — *Varanus arenarius*, jambe et pied droits (gr. 2 fois). Face inférieure. Le déducteur superficiel du cinquième doigt (1) a été en partie enlevée, ainsi que le fléchisseur superficiel des doigts (2) et les muscles qui en dépendent.

PLANCHE XX.

Fig. 30, 31, 32, 32. — *Bufo pantherinus*. Membre postérieur droit (gr. 2 fois). Bassin face ventrale et cuisse face interne.

Fig. 30. — Insertions musculaires.

Fig. 31. — Muscles superficiels.

Fig. 32. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement de l'adducteur antérieur du tibia (106), des adducteur postérieur et cutanéo-adducteur du tibia (108-109).

Fig. 33. — Figure semblable à la précédente, où il ne reste plus que le fléchisseur du fémur (119) et l'extenseur du fémur (121).

Fig. 34. — *Discoglossus pictus*. Cuisse, face interne, membre postérieur droit (gr. 2 fois). Musculature superficielle.

Fig. 35. — *Salamandra maculosa*, jambe et pied droits face supérieure. Figure destinée à montrer la disposition des rayons osseux primitifs.

Fig. 36. — Schema du pied de salamandre.

Fig. 37. — Pied d'urodèle d'après Gegenbaur, montrant la disposition des rayons osseux primitifs.

PLANCHE XXI.

Fig. 38, 39. — *Uromastix spinipes*. Membre postérieur droit, jambe et pied, face inférieure (gr. 3 fois).

Fig. 38. — Insertions musculaires.

Fig. 39. — Muscles de la jambe et du pied après l'enlèvement du déducteur superficiel du cinquième doigt (1), du fléchisseur superficiel des doigts (2) et des muscles qui en dépendent.

Fig. 40. — *Varanus arenarius*. Jambe et pied droits (gr. 2 fois), face inférieure. Muscles profonds.

Fig. 41, 42. — *Uromastix spinipes*. Jambe et pied droits (gr. 3 fois), face inférieure.

Fig. 41. — Figure semblable à la figure 39 après l'enlèvement du déducteur superficiel du cinquième doigt (1) et des fléchisseurs des différents segments des doigts.

Fig. 42. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement des déducteurs des doigts, du rotateur direct du pied (73) et du rotateur direct du tibia (75).

PLANCHE XXII.

Fig. 43 et 44. — *Uromastix spinipes*. Membre postérieur droit, jambe et pied (gr. 3 fois), face supérieure.

Fig. 43. — Insertions musculaires.

Fig. 44. — Couche musculaire superficielle.

Fig. 45. — *Varanus arenarius*. Jambe et pied droits (gr. 2 fois). Muscles de la face supérieure après l'enlèvement de l'extenseur commun des doigts (76), de l'extenseur tarsien externe (94), de l'extenseur du cinquième tarsalien (98) et de l'extenseur du premier métatarsien (97).

Fig. 46. — *Uromastix spinipes*. Figure semblable à la figure 44 après l'enlèvement de l'extenseur commun des doigts (76), de l'extenseur superficiel des premier et deuxième doigts (78-79), de l'extenseur tarsien externe (94), de l'extenseur du cinquième tarsalien (98) et de l'extenseur du premier métatarsien (97).

PLANCHE XXIII.

Fig. 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53. — *Uromastix spinipes*. Membre postérieur droit (gr. 2 fois).

Fig. 47. — Bassin, face dorsale, et fémur, face externe. Insertions musculaires.

Fig. 48. — Bassin, face dorsale, et cuisse, face externe. Muscles superficiels.

Fig. 49. — Figure semblable à la précédente où il ne reste plus que l'extenseur du fémur (121), le rotateur direct du fémur (122), le rotateur accessoire du fémur (123), le rotateur inverse du fémur (124) et les déducteurs caudaux inférieur et supérieur de la cuisse (112 et 116).

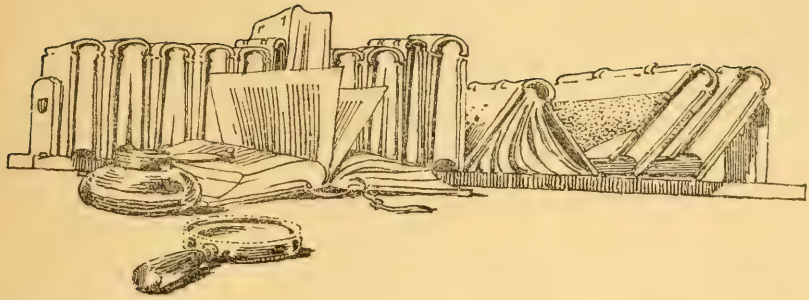
Fig. 50. — Bassin, face ventrale, et fémur, face interne. Insertions musculaires.

Fig. 51. — Bassin, face ventrale, et cuisse, face interne. Musculature superficielle.

Fig. 52. — Figure semblable à la précédente après l'enlèvement des adducteurs du tibia (106, 107, 108).

Fig. 53. — Figure semblable à la précédente où il ne reste que l'extenseur du fémur (121), le fléchisseur du fémur (119), le rotateur inverse du fémur (124) et le déducteur caudal inférieur de la cuisse (112).

Fig. 54. — *Lacerta viridis*. Bassin, face dorsale (gr. 2 fois). Extenseur du fémur gauche (121), rotateurs directs du fémur droit et gauche (122), rotateurs accessoires du fémur droit et gauche (123), rotateurs inverses du fémur droit et gauche (124).



BIBLIOGRAPHIE

Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere; von Dr E. Korschelt und Dr K. Heider, Privatdocenten an der Kgl. Universität zu Berlin. — Iena, Verlag von Gustav Fischer. — (2 fascicules parus en 1890 et 1891).

Depuis son apparition, le traité de Balfour a été entre les mains de tous les zoologistes. L'auteur le destinait à la fois aux étudiants et à ceux qui s'occupent de recherches. Ces deux catégories de lecteurs l'ont également bien accueilli. C'est qu'il était la première grande tentative pour présenter une synthèse de nos connaissances embryologiques. Balfour avait réussi non seulement à rassembler les documents mais à en faire une critique qui assurera longtemps encore la faveur à son traité. Néanmoins, si ce livre renferme une foule d'idées qui, aujourd'hui encore, sont demeurées à l'état de germes et qui deviendront le point de départ de nombreux travaux, s'il reste éminemment suggestif, le sujet dont il traite s'est considérablement modifié depuis douze ans. Nos connaissances

zoologiques et embryogéniques, tant dans les questions générales que dans l'étude particulière des divers groupes du règne animal, se sont tellement développées qu'un nouvel ouvrage d'ensemble doit rendre de grands services. MM. Korschelt et Heider, connus l'un et l'autre par plusieurs travaux embryogéniques, ont voulu combler une partie de cette lacune en écrivant un *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere* ». Ils nous expliquent pourquoi ils se sont bornés aux invertébrés. C'est que la matière est déjà considérable, et de plus, pour les vertébrés, la tâche a été récemment accomplie par un des plus éminents professeurs de l'Université de Berlin. De leur ouvrage ont déjà paru deux volumineux fascicules (908 pages avec 540 figures dans le texte); le premier, édité en 1890, traite des Porifères, Cœlentérés, Echinodermes et des groupes que l'on réunissait autrefois sous le nom de Vers, groupement modifié cependant en tenant compte des dernières données de la science. Le second (1891), renferme les Arthropodes. Un troisième contiendra les Mollusques, Molluscoïdes, Tuniciers et l'*Amphioxus*. Enfin une dernière partie sera consacrée aux phénomènes généraux et aux vues d'ensemble que l'on peut embrasser aujourd'hui.

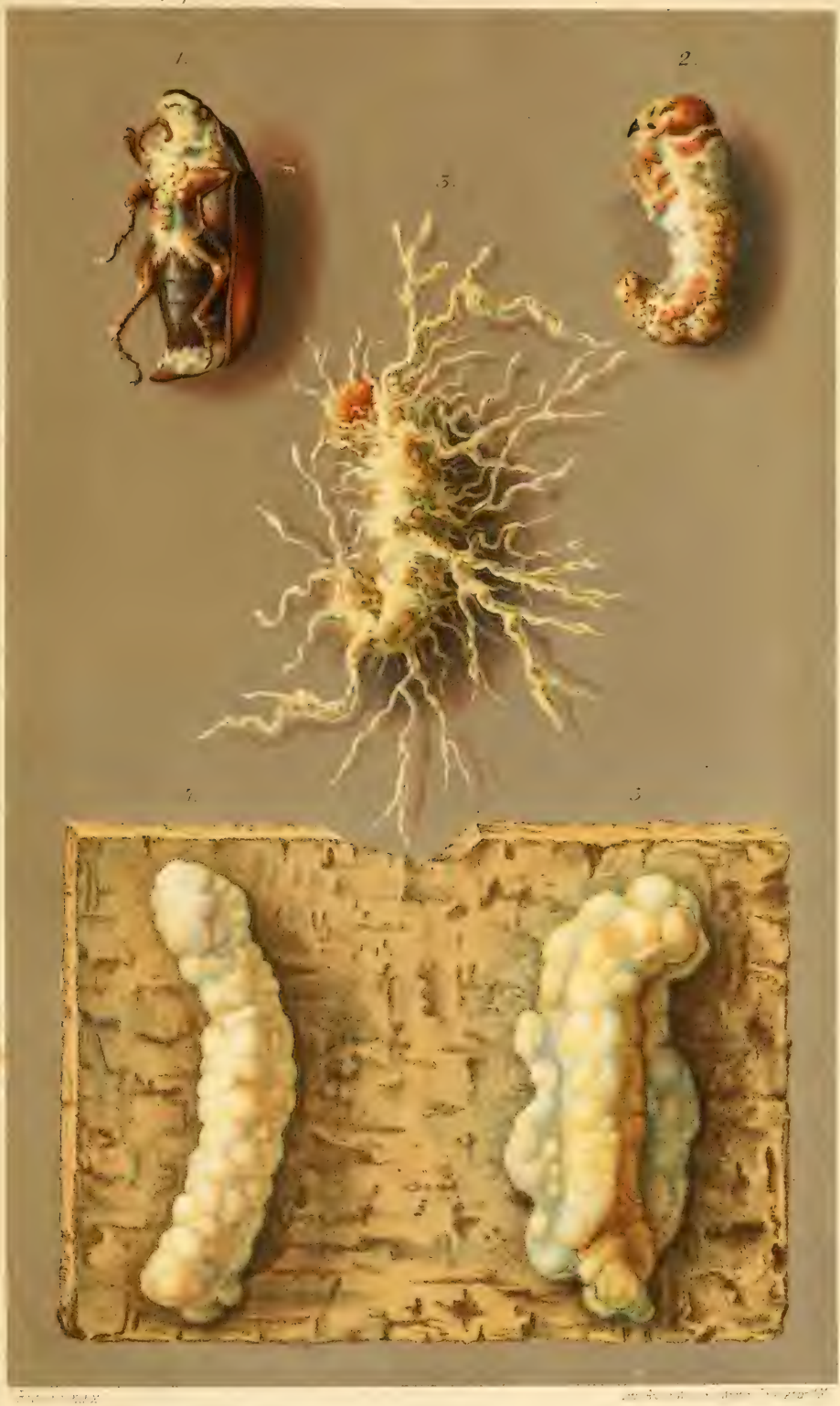
Les deux premiers fascicules permettent de bien augurer du succès de la tentative. Pour des étudiants, le livre est net, bien ordonné, facile à lire, grâce aux nombreuses figures intercalées dans le texte, empruntées presque toutes directement aux mémoires originaux. Elles sont exécutées par un procédé que l'on a pu déjà apprécier dans le *Traité d'anatomie comparée* de Lang et dans divers autres manuels édités chez Gustave Fischer. Les auteurs ont suivi dans la disposition de leurs chapitres la tradition fondée par Balfour : exposer successivement la segmentation et la constitution des feuillets, la morphologie de la larve, puis la formation particulière de chaque système d'organes. Avec grande raison, ils ne se sont pas interdit, quand le besoin s'en est fait sentir, d'établir rapidement la morphologie de l'adulte, afin de fixer et de faire comprendre une terminologie, dont ils se servent par la suite. C'est là un grand service rendu à l'élève, pour qui réside une grande difficulté dans les nomenclatures discordantes des mémoires originaux. Il faut les féliciter de même d'avoir parfois exposé brièvement

l'anatomie de l'adulte pour éclaircir l'exposé de l'embryogénie. Tel est le cas notamment pour le *Balanoglossus*. Des considérations générales qui terminent l'étude de chaque groupe, on peut dire qu'elles sont conçues dans un esprit tout à fait moderne et qu'elles précisent bien à l'élève la part de l'hypothèse. Le livre de MM. Korschelt et Heider ne sera pas moins utile pour les personnes qui se livrent spécialement à des recherches embryogéniques. Il leur fournit le résumé des principaux mémoires jusqu'en 1890, et un index bibliographique est annexé à chaque chapitre. Les auteurs ont donné à leur traité un développement plus considérable que Balfour. Cela est sensible surtout pour les Arthropodes. Il suffit, il est vrai, de jeter les yeux sur la bibliographie de cet embranchement pour constater le nombre considérable de travaux dont il a été l'objet depuis 1880. Là, plus qu'ailleurs peut-être, se faisait sentir le besoin de réunir à nouveau les documents épars.

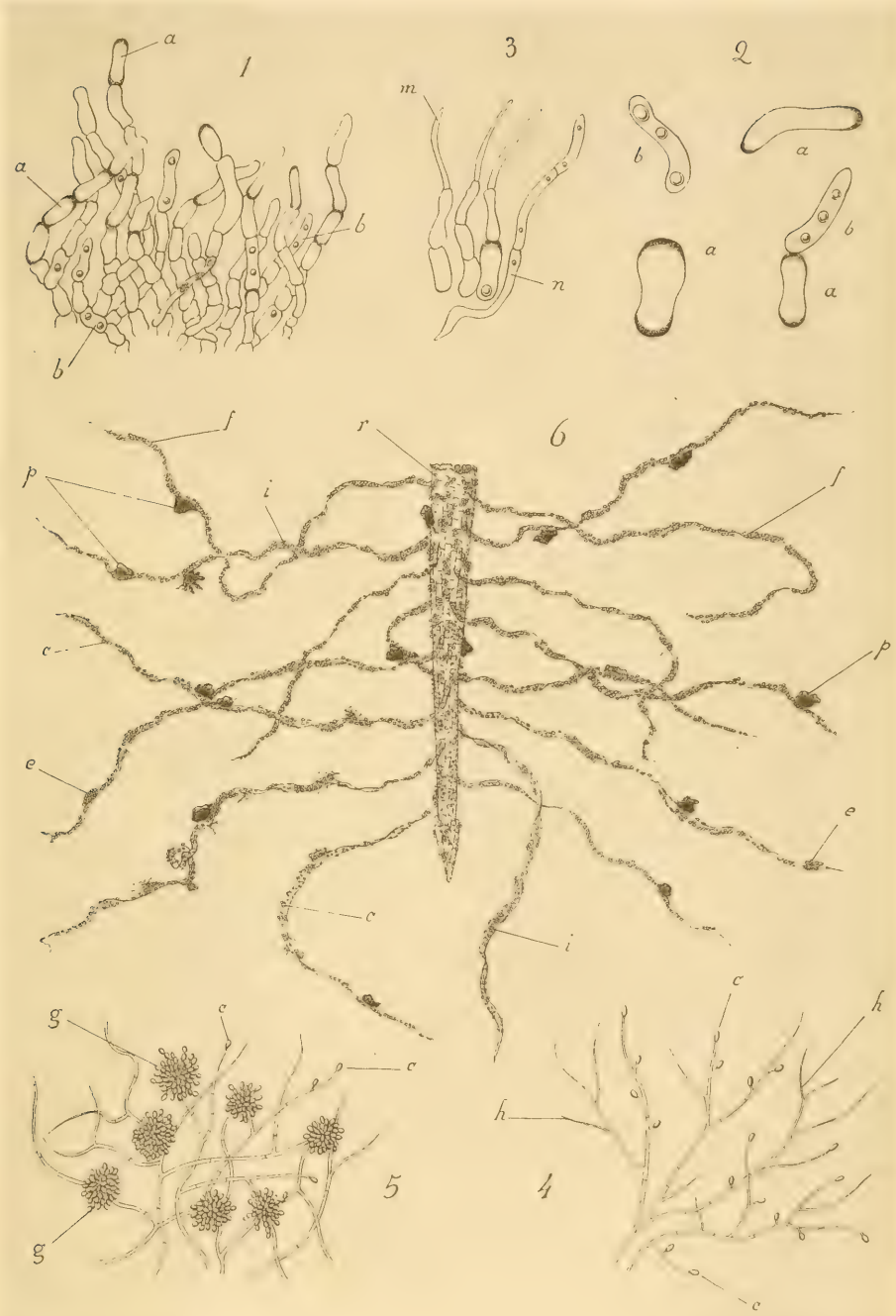
On peut donc, sans attendre la publication des dernières parties de l'ouvrage, dire que MM. Korschelt et Heider ont déjà amplement réussi dans leur tâche, et recommander leur traité aussi bien aux étudiants des Facultés qu'aux divers zoologistes, pour qui il comblera les lacunes que le temps écoulé a nécessairement fait apparaître dans le magnifique livre de Balfour.

M. C.

Lille Imp. L. Danel.

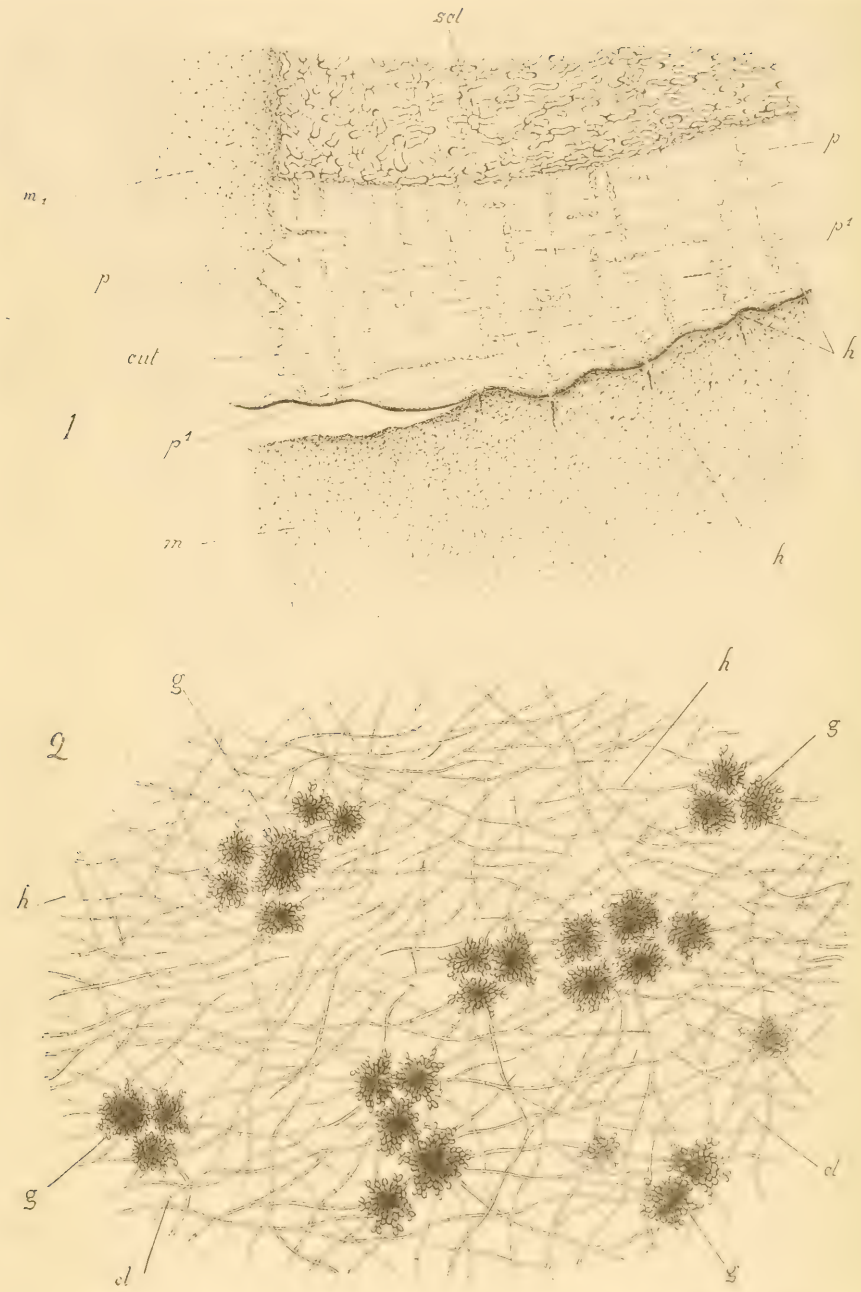

1.
2.
3.
4.
5.

3.
4.
5.
2.
1.
6.



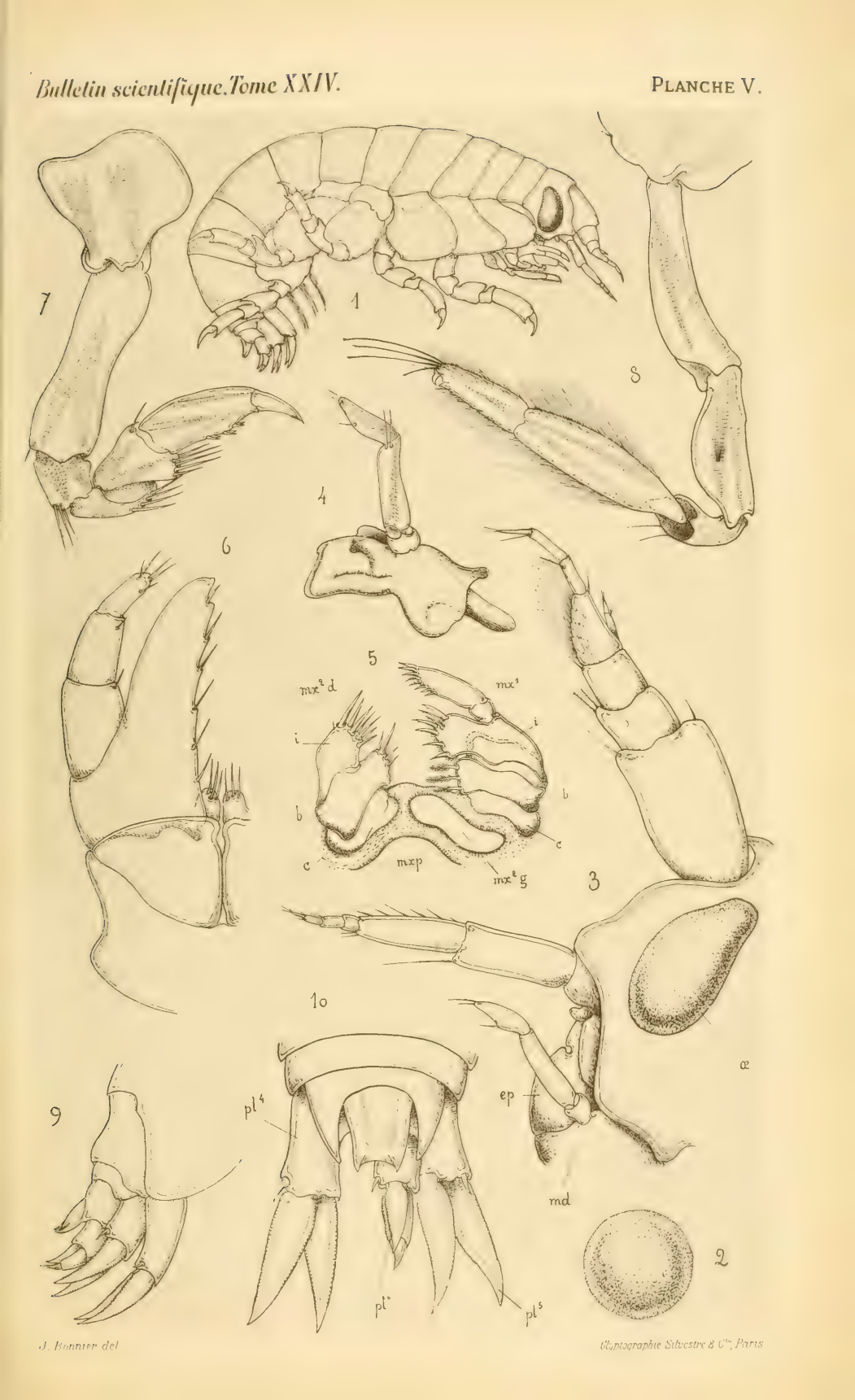
A. Giard del

Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.



A. Giard, del.

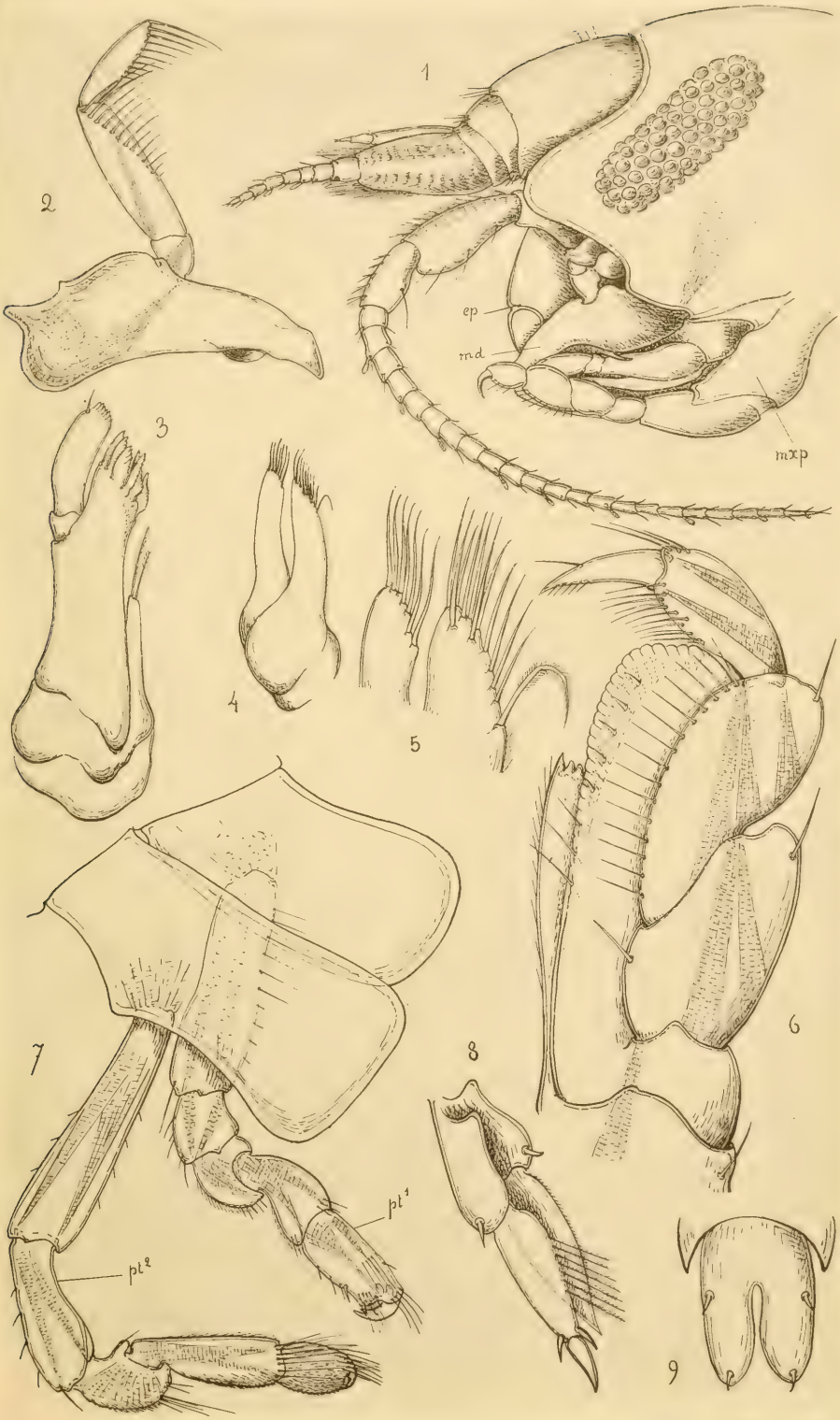
Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.



J. Bonnier del. Héliographie Silvestre & Cie, Paris

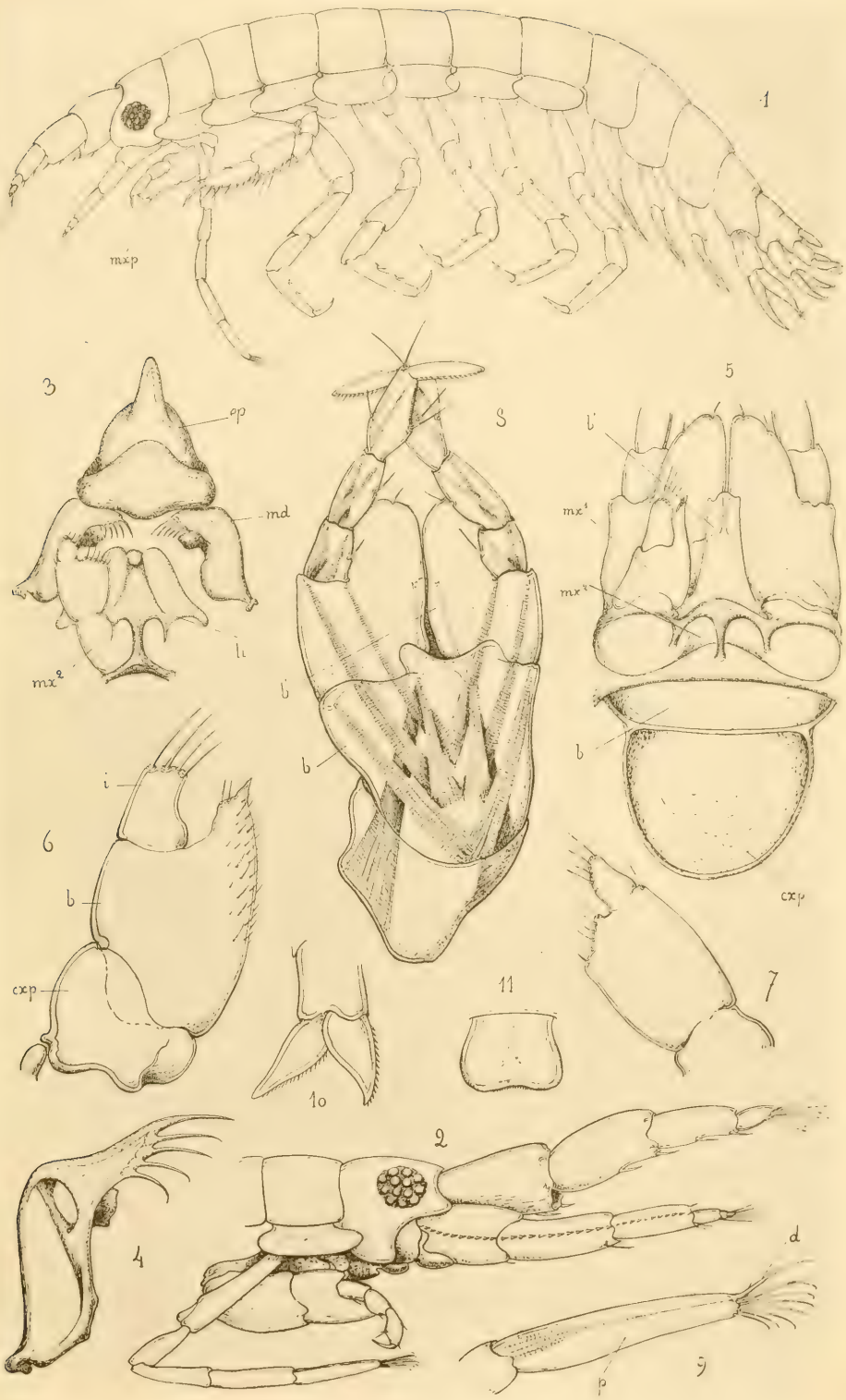
J. Bonnier del.

Héliographie Silvestre & Cie, Paris.



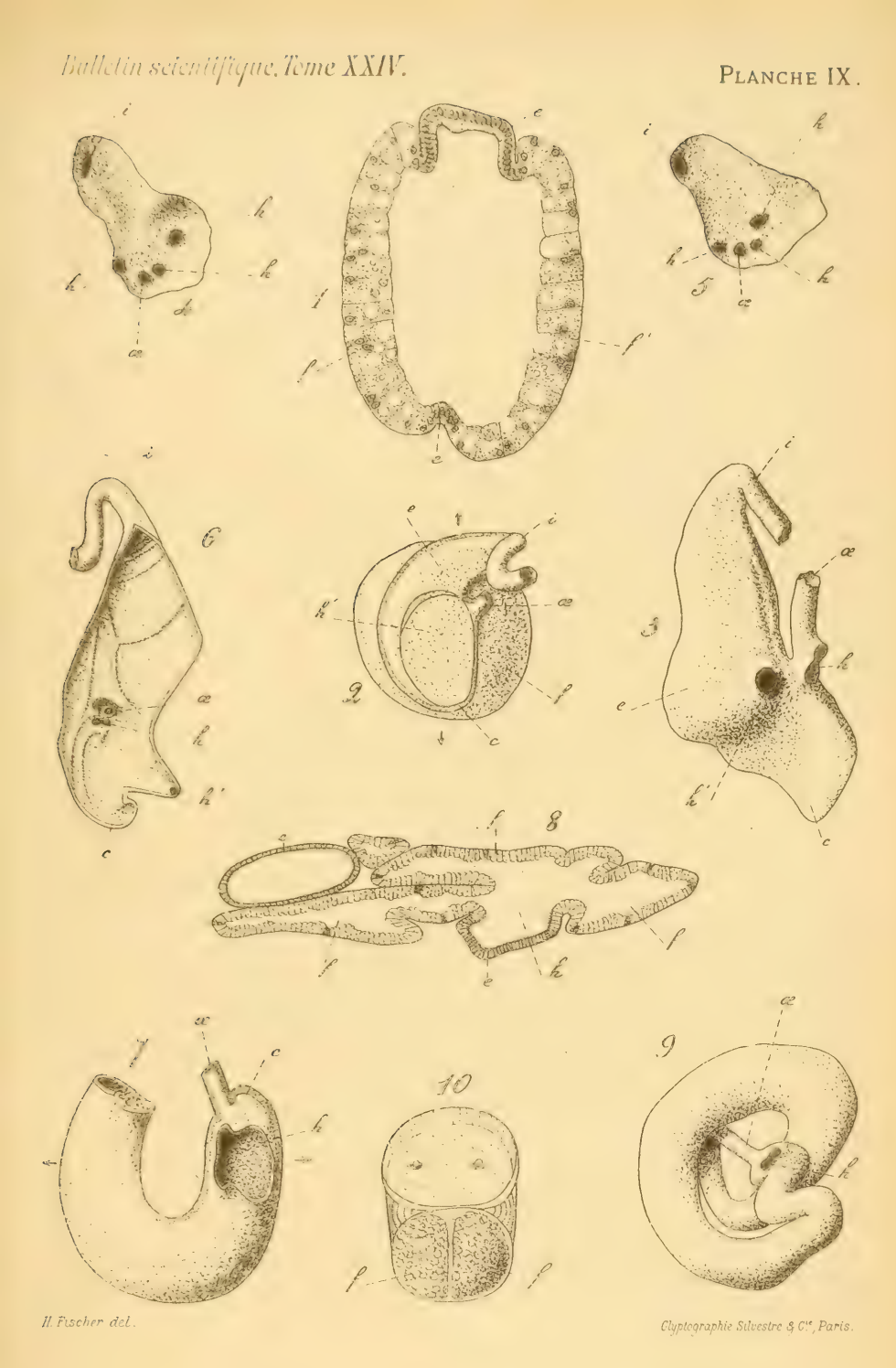
J. Bonnier del.

Chyptographie Silvestre & Cie, Paris.



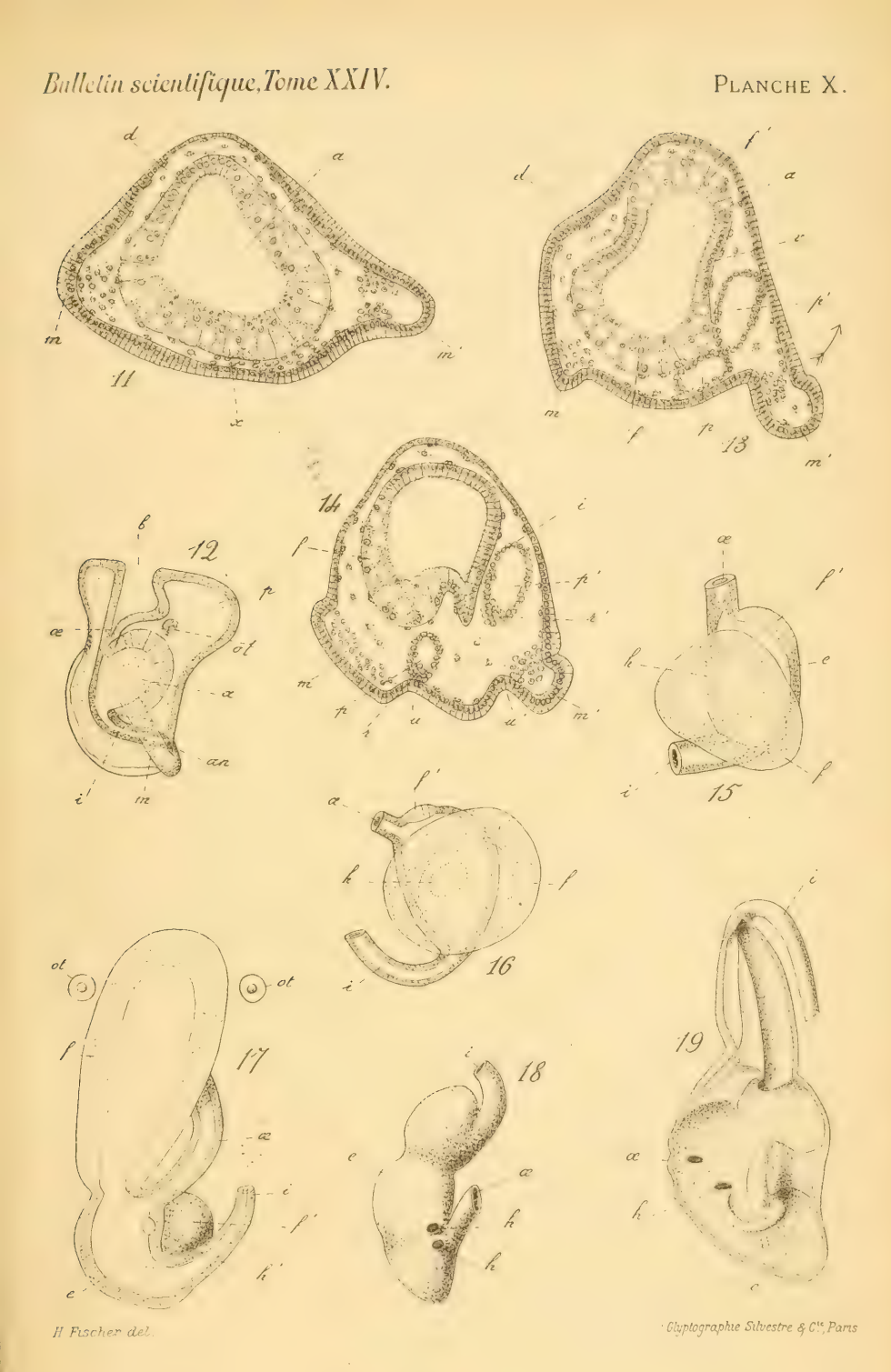
J. Bonnier del.

Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.



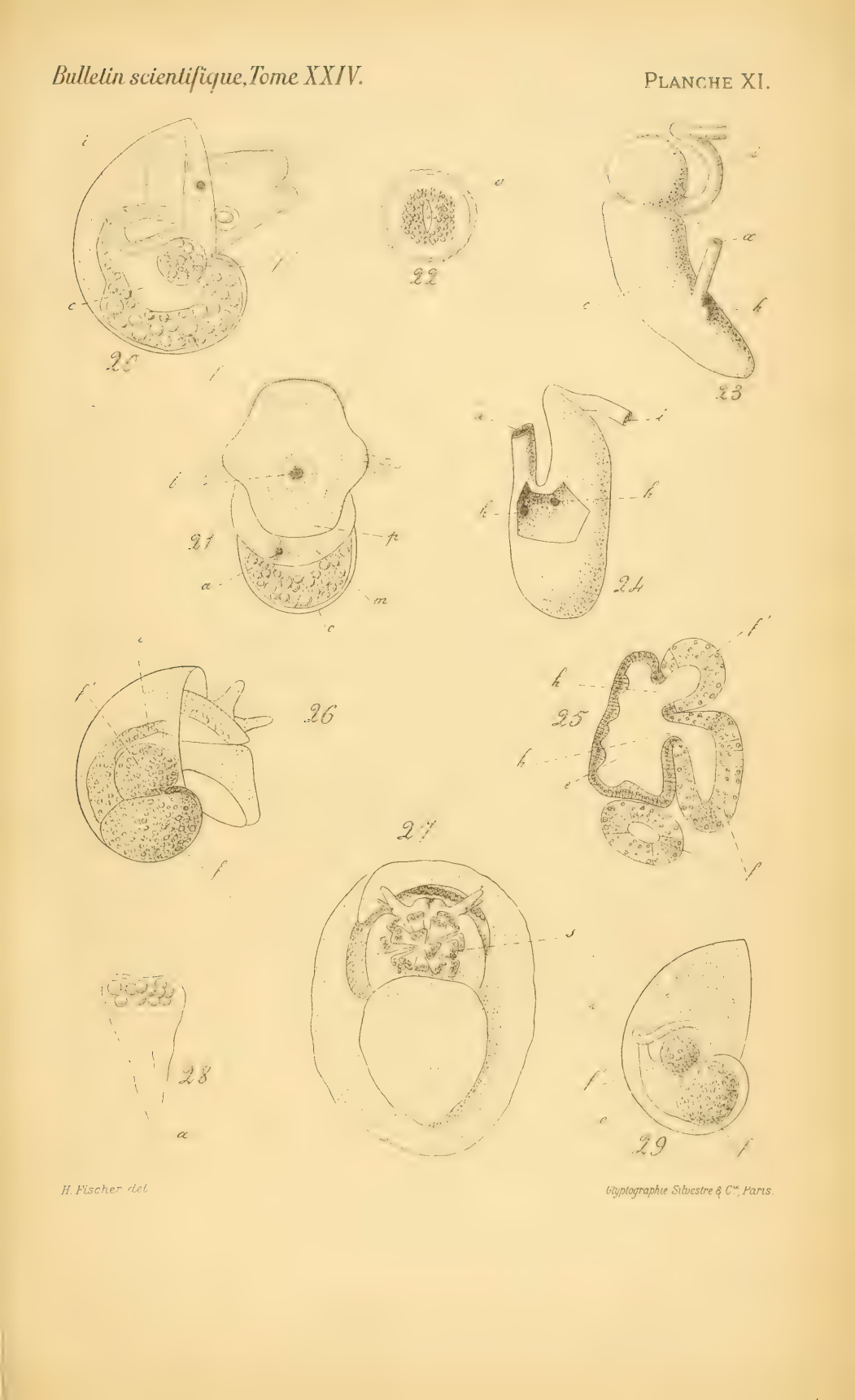
H. Fischer del.

Clyptographie Silvestre & Cie, Paris.

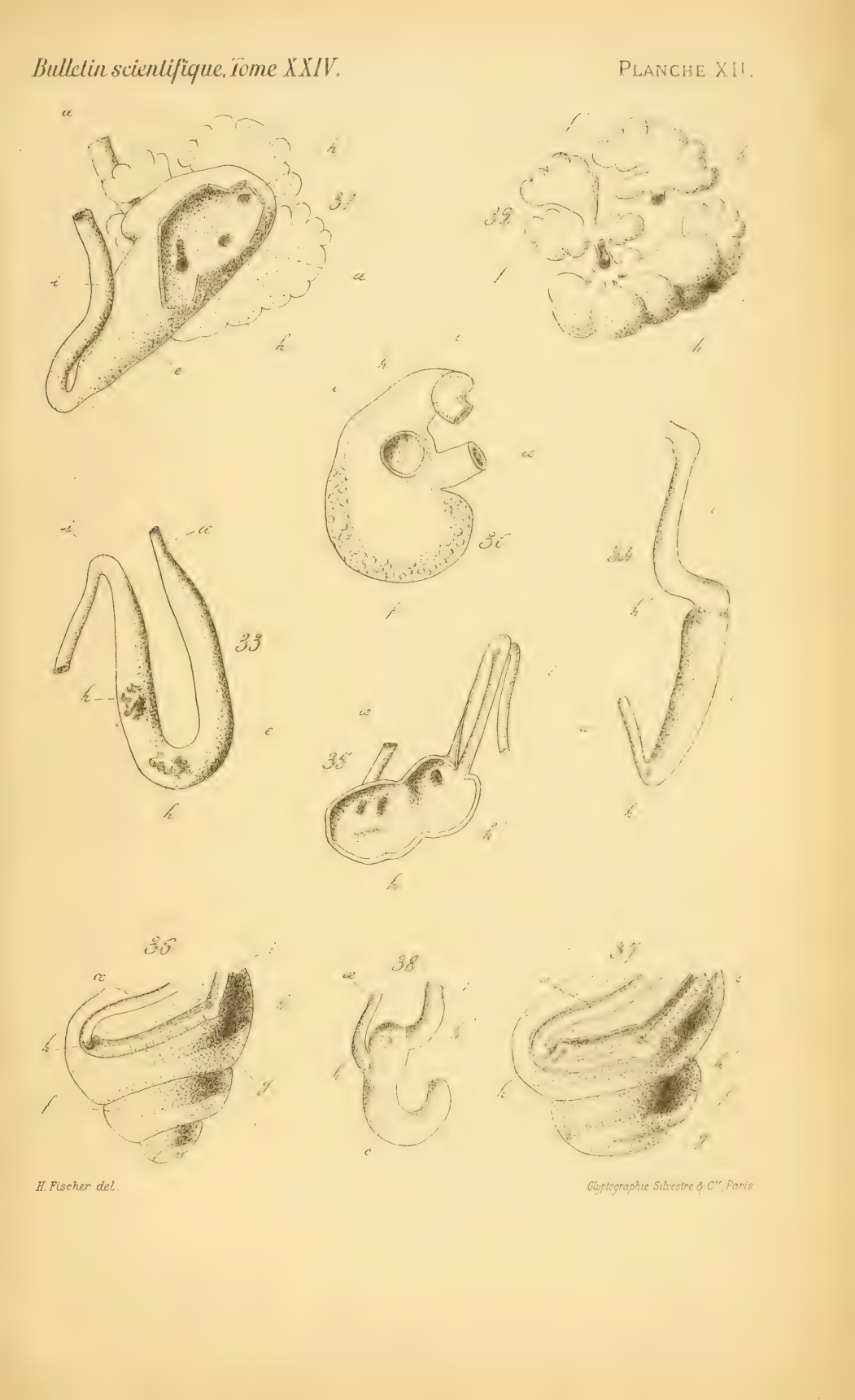


H. Fischer del.

Chyptographie Silvestre & Cie, Paris

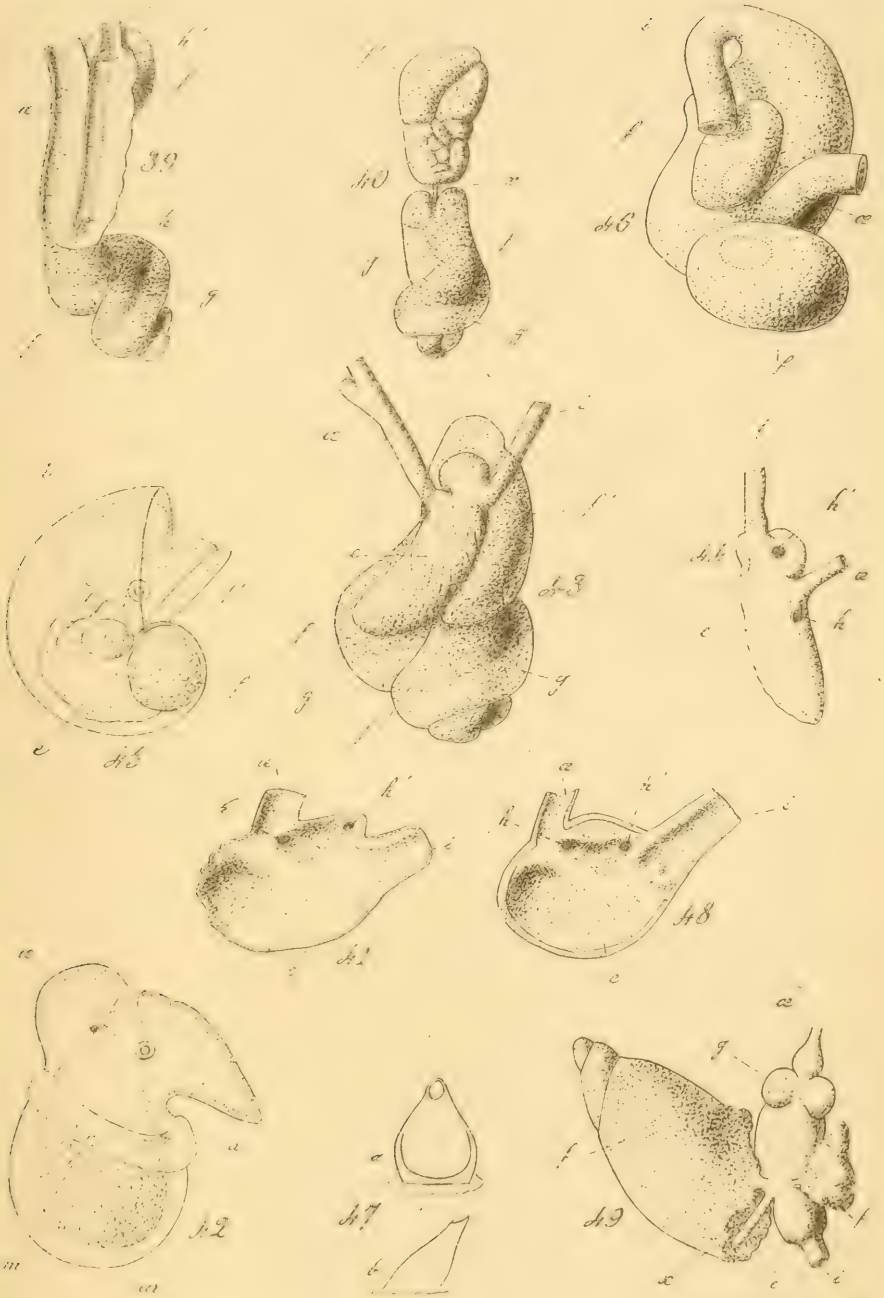


H. Fischer del. Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.

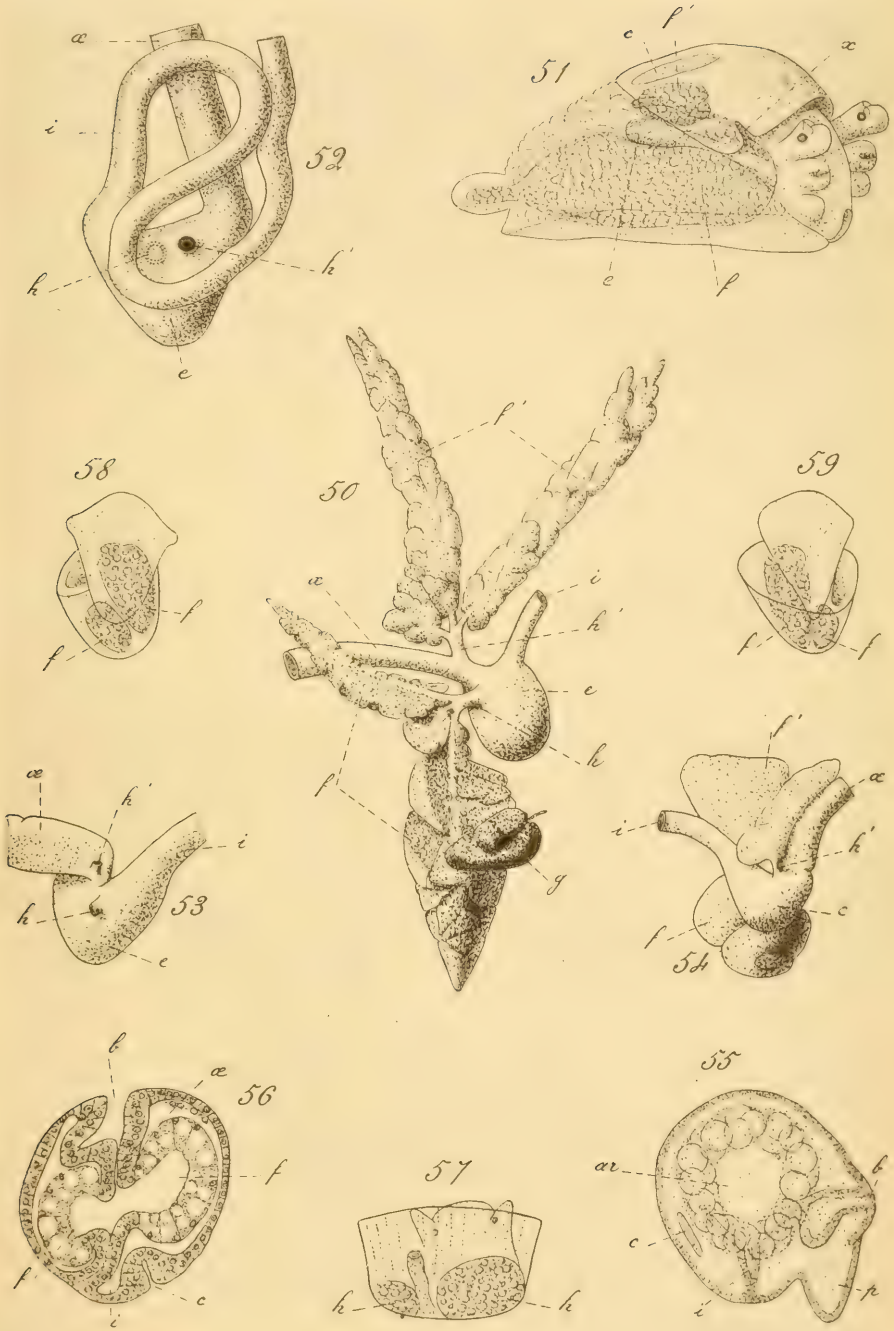


H. Fischer del.

Glyptographie Silvestre & Cie, Paris

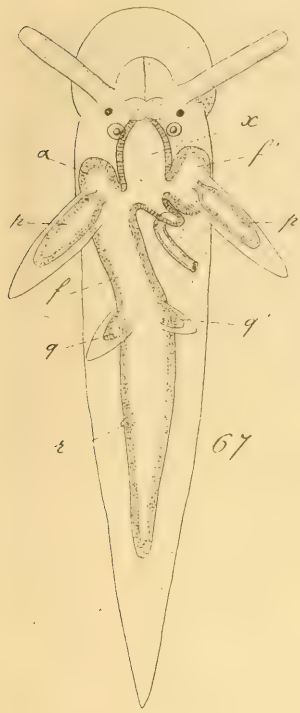


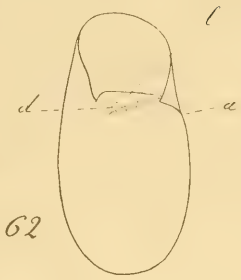
H. Fischer del. *Gaptographie Silvestre & Cie, Paris*

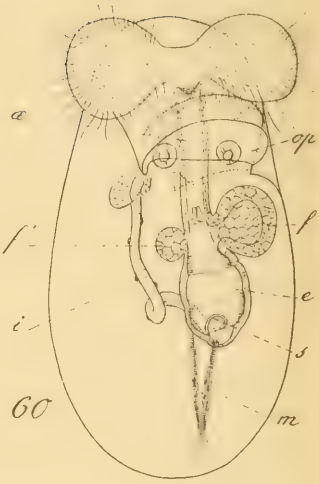


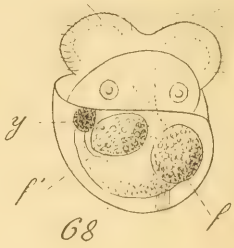
H. Fischer del.

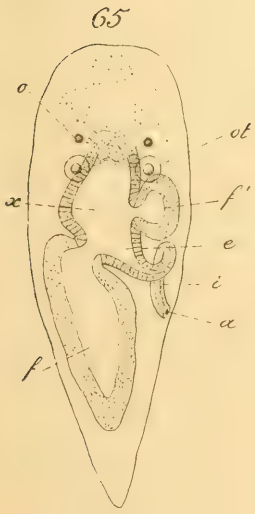
Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.

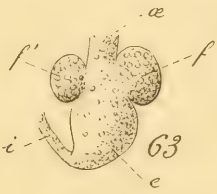


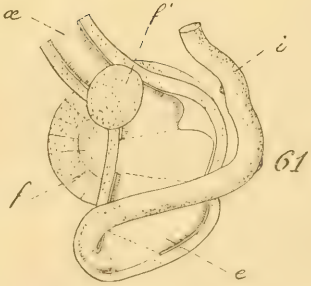


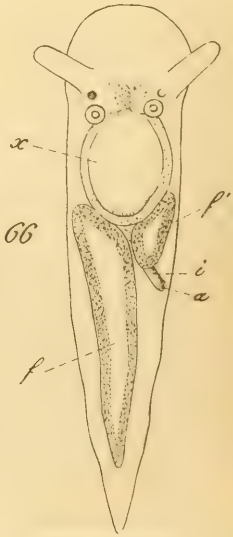






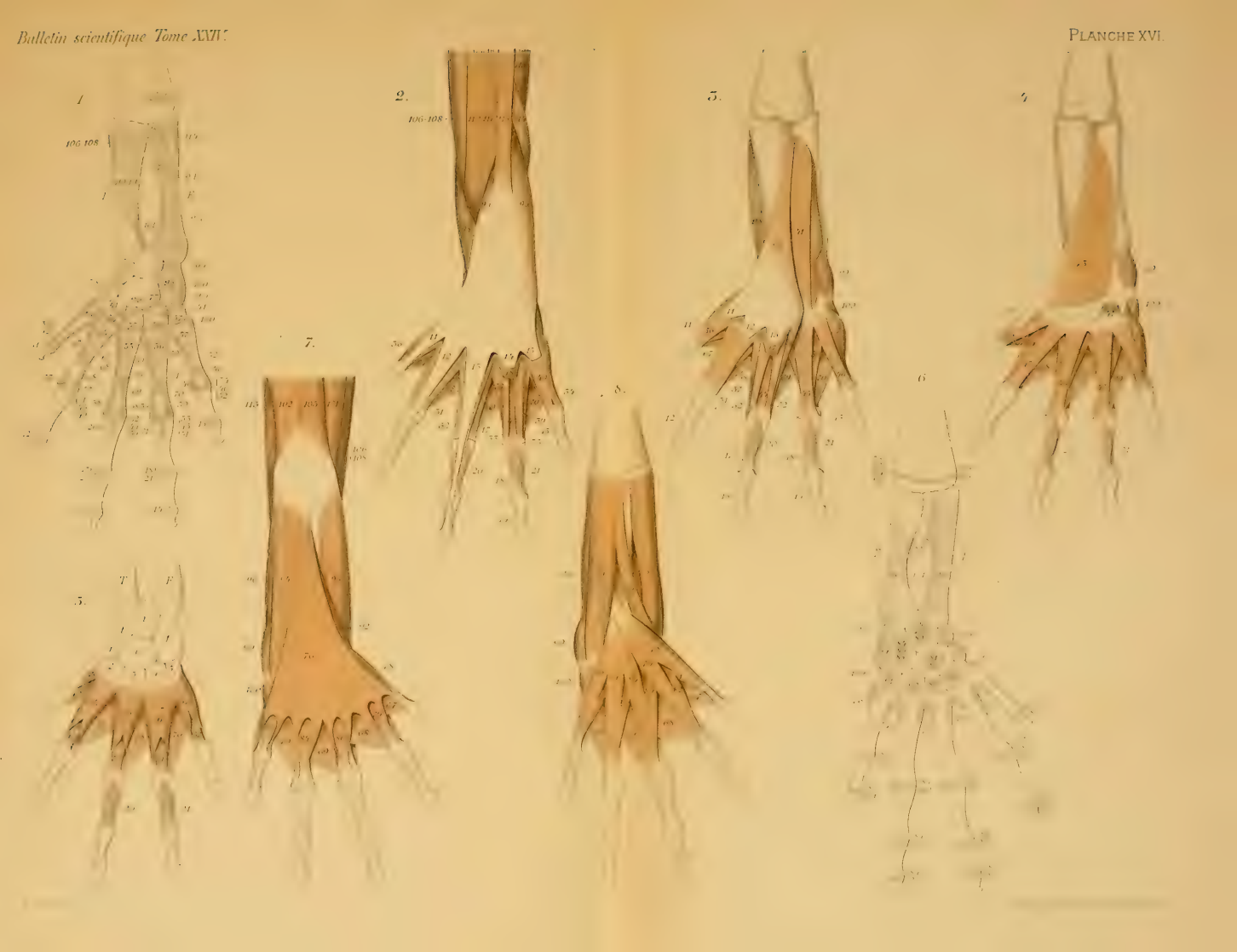






H. Fischer del.

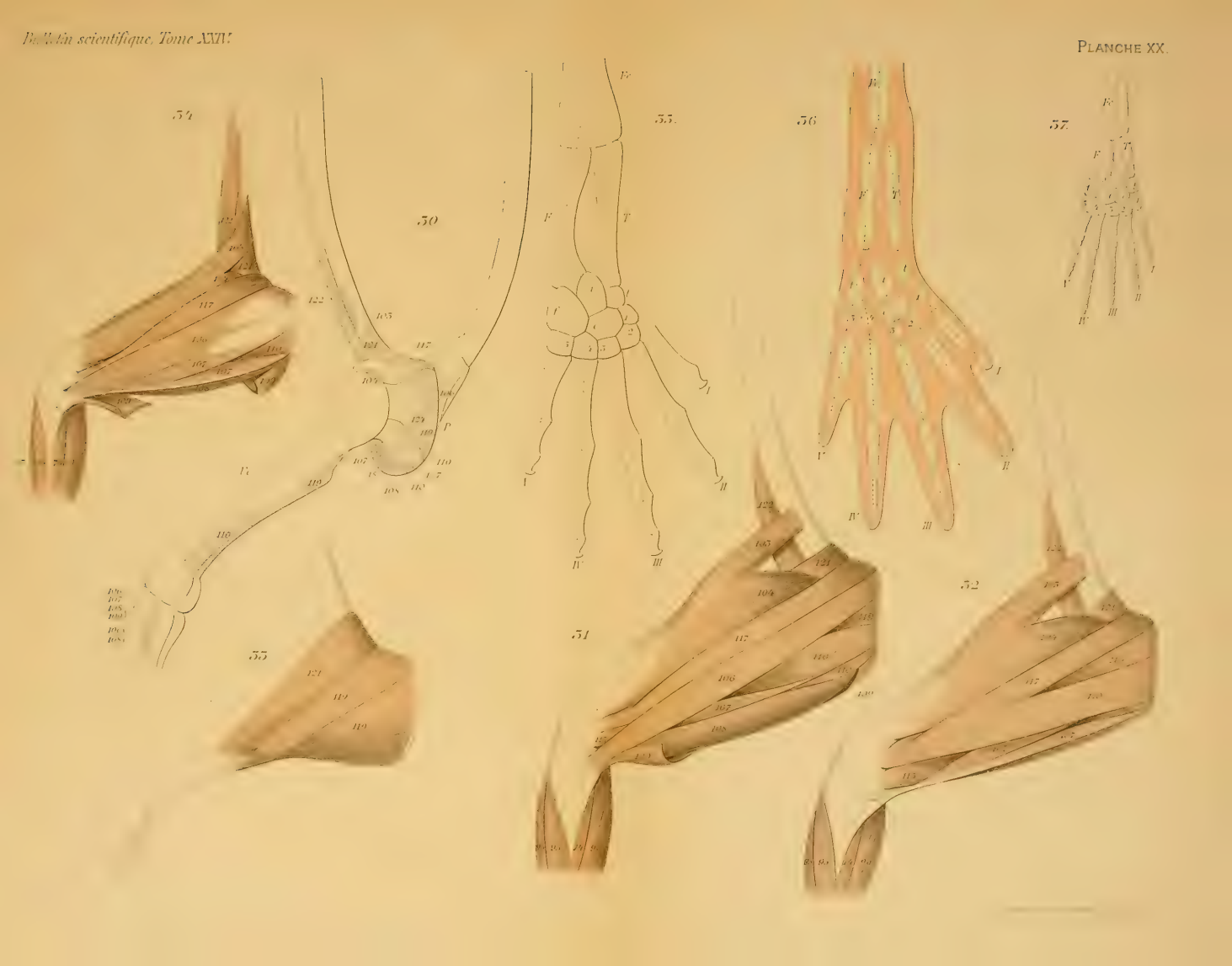
Glyptographie Silvestre & Cie, Paris.

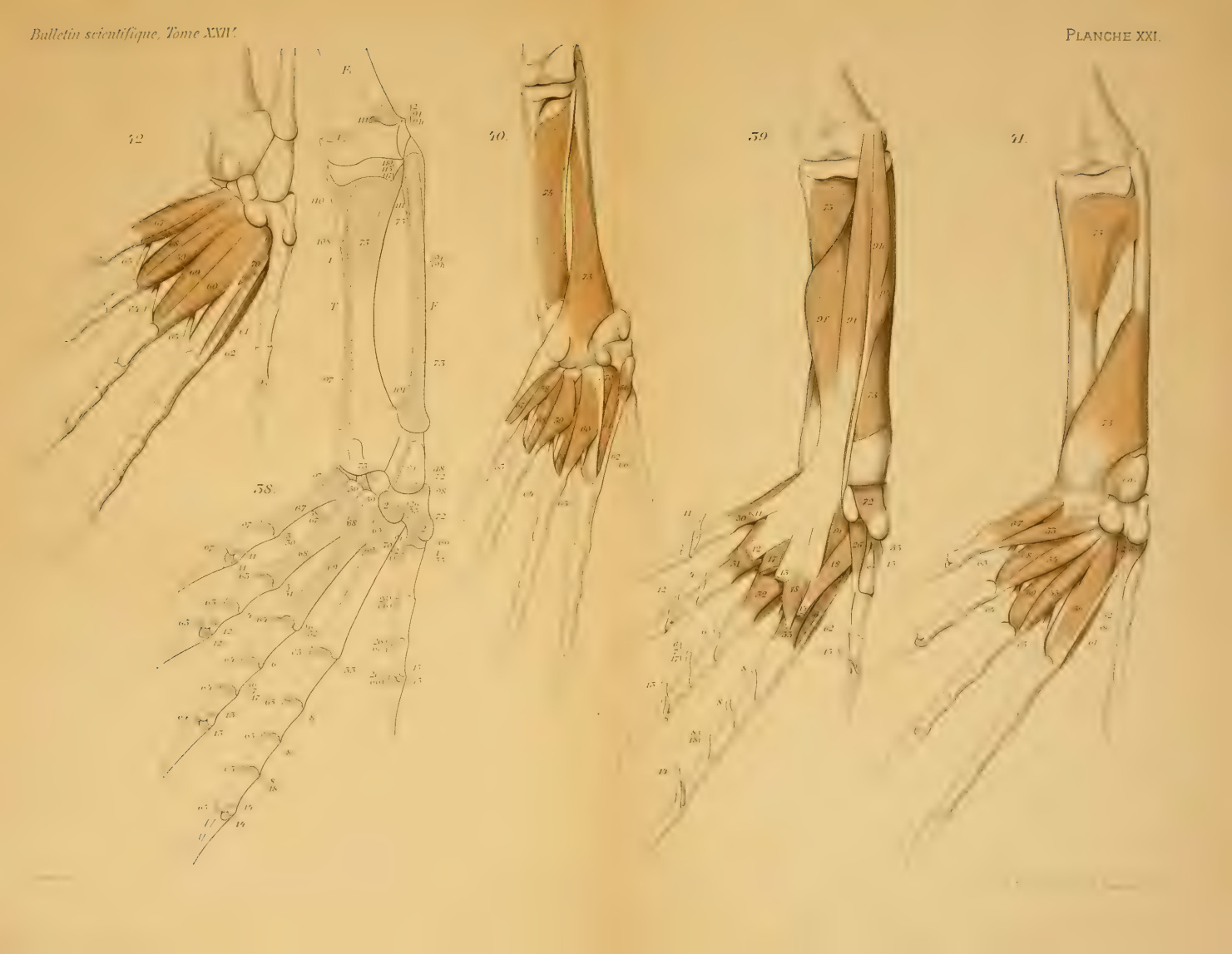

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

9
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16

17
18
19
20
21
22
23

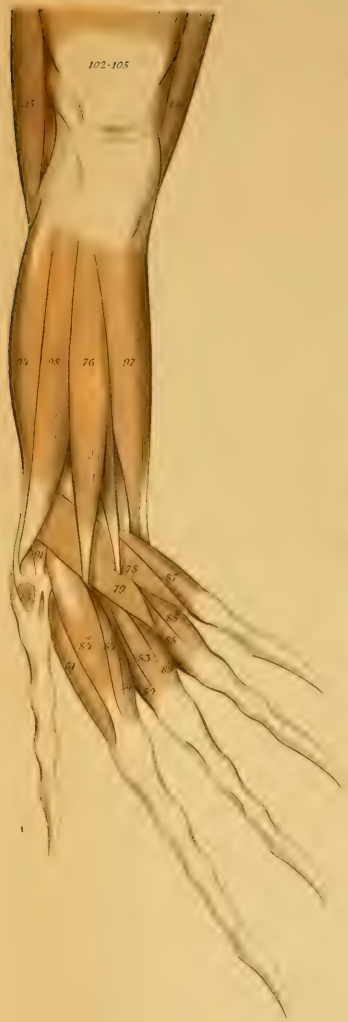
24.
25.
26
27.
28.
29


54
50
55.
56
57
55
51
52

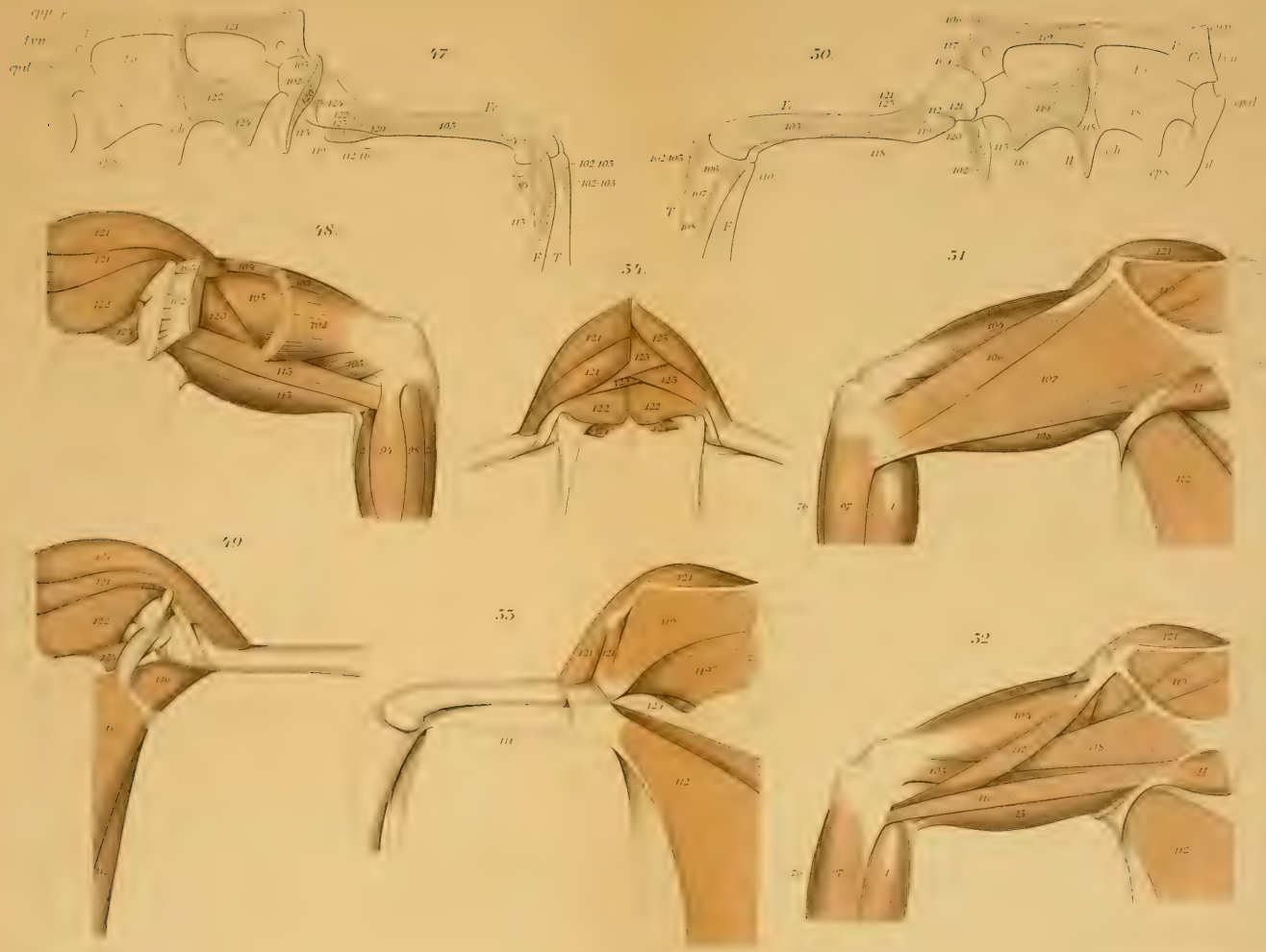

42
38.
40.
39
41.

43

45.


44
102-105
96
98
76
97

46.


47
50.
48.
54.
51
49
55
52

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04451